

0- 772632

На правах рукописи  
УДК 574.587 (282.257.21)

**Чебанова Виктория Васильевна**

**Бентос лососевых рек Камчатки**

Специальность 03.00.18 - гидробиология

**Автореферат**  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Москва - 2008

Работа выполнена в лаборатории экологии рыб Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ФГУП "ВНИРО")

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор  
Нейман Анита Алексеевна

доктор биологических наук, профессор  
Зинченко Татьяна Дмитриевна

доктор биологических наук,  
Голубков Сергей Михайлович

Ведущая организация: Биолого-почвенный институт  
Дальневосточного отделения РАН

Защита состоится 28 ноября 2008 г. в 11 часов на заседании диссертационного совета Д 307.004.01 при Всероссийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) по адресу: 107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17. Факс (499) 264-91-87, электронный адрес [sedova@vniro.ru](mailto:sedova@vniro.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО.

Автореферат разослан « 16 » октября 2008 г.



Ученый секретарь диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

М.А. Седова

## ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Камчатка является одним из основных регионов воспроизводства тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Камчатские реки относятся к водотокам высшей рыбохозяйственной категории, поскольку в них происходит не только нерест производителей, но и нагул молоди до миграции в океан. Только горбуша не задерживается в реках, кета нагуливается несколько месяцев, молодь остальных видов лососей остается компонентом речных экосистем год и более. В реках гористого полуострова истинный фито- и зоопланктон отсутствует, и молодь в период нагула питается главным образом макрозообентосом, обилие и доступность которого в значительной мере определяют будущую численность стад тихоокеанских лососей. Начавшееся последние десятилетия интенсивное освоение природных ресурсов Камчатки создает определенную угрозу сохранности речных экосистем, поскольку их состояние находится в прямой зависимости от состояния площади водосбора. Необходимость рационального использования и охраны лососевых рек требует проведения систематического мониторинга антропогенного воздействия на их экосистемы. В связи с этим первоочередной задачей гидробиологических исследований стало проведение фоновое и импактного биомониторинга, основным объектом которого являются сообщества организмов макрозообентоса.

Первые сведения о хирономидах, поденках, веснянках и ручейниках Камчатки опубликованы в 1913—1930 гг. (Мартынов, 1913, 1925; Edwards, 1928; Navas, 1930; Ulmer, 1927). Позднее И.И. Куренков (1964) составил списки пресноводных беспозвоночных полуострова, куда вошли и представители речного бентоса. Однако пионером, начавшим планомерное изучение речной бентофауны, в основном распространения и систематики поденок, веснянок и ручейников, стала И.М. Леванидова (Леванидова, 1970, 1982; Леванидова, Николаева, 1968). Она же предприняла и первую попытку охарактеризовать бентос различных водотоков Камчатки (Леванидова, Кохменко, 1970), но считала ее предварительной из-за формального подхода к типизации водотоков и небольшого объема материала. Наши работы в области изучения бентоса камчатских водо-

токов продолжаются с 1979 г. Последние десять лет гидробиологические исследования в рр. Большая, Паратунка, Плотникова проводятся Т.Л. Введенской и Т.Н. Травиной (Введенская и др., 2003, 2005; Травина, 2005).

В настоящее время, кроме традиционных исследований макрозообентоса, как кормовой базы молоди лососей, стало актуальным изучение закономерностей формирования макрозообентоса в водотоках широкого типологического спектра, которое дает реальную возможность типизации водотоков не только по гидрологическим, но и по гидробиологическим характеристикам.

**Цель исследования** – выявить общие закономерности формирования и функционирования сообществ донных беспозвоночных в экосистемах лососевых рек Камчатки и на этой основе дать комплексную оценку макрозообентоса как кормовой базы молоди тихоокеанских лососей и объекта биомониторинга при разных типах антропогенного воздействия.

Для ее достижения решали следующие задачи:

- провести типизацию камчатских водотоков по гидролого-геоморфологическим характеристикам, отражающим присущий каждому типу специфический комплекс факторов среды;
- выявить видовой состав и закономерности распределения отдельных видов и групп донных беспозвоночных в водотоках разного типа;
- описать основные черты биологии массовых видов;
- выделить типы сообществ макрозообентоса на основе их структурных характеристик (видовой состав, численность и биомасса отдельных видов и бентоса в целом) и проанализировать достоверность их различий;
- оценить реакцию макрозообентоса на изменение гранулометрического состава грунта;
- изучить сезонную и суточную динамику состава и количественных характеристик дрефта донных беспозвоночных в водотоках разного типа;
- провести оценку роли бентоса и дрефта в питании молоди лососей, нагуливающейся в горных и предгорных водотоках;



- проанализировать реакцию сообществ макрозообентоса на ухудшение качества среды при различных видах антропогенного воздействия.

**Научная новизна.** Приводятся наиболее полные сведения о видовом разнообразии камчатской бентофауны и ее распространению в водотоках разного типа. Впервые на Камчатке обнаружены ракообразные древнего отряда Bathynellacea, что значительно расширяет северную границу их распространения. Впервые для Камчатки составлены экологические спектры отдельных видов и групп донных беспозвоночных, а также установлены жизненные циклы и продукционные характеристики массовых видов.

Разработана оригинальная типизация камчатских водотоков по составу и структуре численности макрозообентоса; выделены семь типов сообществ, обособленность которых статистически достоверно подтверждена.

Установлено, что в реках полуострова с быстрым течением и каменисто-галечным дном обеспеченность пищей молоди тихоокеанских лососей зависит в первую очередь от обилия дрефты. Приведены количественные характеристики дрефты в водотоках разного типа и их сезонная динамика.

Выявлены биоиндикационные возможности отдельных видов и групп донных беспозвоночных. Показано, что наиболее существенным системным показателем техногенных изменений состояния камчатских водотоков являются структурные перестройки сообществ макрозообентоса. Впервые проведен анализ структурных изменений сообществ при разных типах техногенного воздействия.

**Теоретическое и практическое значение.** Доказано, что в водотоках одной ландшафтной зоны, в том числе принадлежащих разным речным бассейнам, сходство условий обитания определяет общность наиболее характерных особенностей видового состава и структуры макрозообентоса. Типизация водотоков по структурным характеристикам донного населения служит научной основой для создания региональной базы данных фоновое состояние сообществ макрозообентоса в водотоках разного типа. Сравнение результатов импактного

биомониторинга с региональным фоном дает надежную оценку степени деградации экосистемы водотока в зоне антропогенного воздействия.

Результаты исследований использованы в процессе реализации научной программы ПРООН "Сохранение биоразнообразия лососевых Камчатки и их устойчивое использование ", при разработке рекомендаций по срокам выпуска заводской молоди лососей, при разработке ОВОС, проведении биомониторинга и расчете ущерба рыбному хозяйству на промышленных объектах Камчатской области (6 горнодобывающих предприятий, Мутновская ГеоЭС, каскад Толмачевских ГЭС). Аутэкологические спектры донных беспозвоночных Камчатки необходимы при составлении списка видов-индикаторов чистых и загрязненных вод горных и предгорных водотоков Дальнего Востока. Результаты исследований могут быть использованы в курсах лекций и практикумов на биологических факультетах университетов и ВУЗов рыбохозяйственного профиля.

#### **Основные положения, выносимые на защиту:**

- камчатским водотокам одного гидролого-морфологического типа, в том числе принадлежащим разным речным бассейнам, присущ специфический комплекс абиотических факторов, который определяет общность структурных характеристик макрозообентоса;

- бентофауна камчатских водотоков по структурным характеристикам разделяется на 7 типов сообществ: 1 - население реокренов, 2 - население холодноводных малых горных водотоков, 3 – население умеренно холодноводных малых горных и предгорных водотоков, 4 - население крупных горных рек, 5 - население крупных предгорных рек, 6 - население «лососевых ключей» и лимнокренов и 7 - население малых равнинных водотоков;

- снижение уклона, скорости течения и среднего диаметра частиц грунта приводит к обеднению литореофильного бентоса, для которого определяющим фактором является размерный состав и стабильность грунта;

- в камчатских водотоках дрейф донных беспозвоночных является важнейшим источником питания молоди лососевых. Состав, плотность и биомасса дрейфа в водотоках разного типа обусловлены структурой донного населения;

- структурные перестройки сообществ макрозообентоса являются наиболее существенным системным показателем техногенных изменений состояния камчатских водотоков.

**Апробация работы.** Результаты исследований были представлены в виде пленарных и секционных докладов на XIV Тихоокеанском научном конгрессе (Хабаровск, 1979), симпозиуме NPAFC (Джуно, Аляска, 1999), II международной конференции «Биотехнология – охране окружающей среды» (Москва, 2004), IV и VIII Съездах гидробиологического общества РАН (Киев, 1981; Калининград, 2001), XI Российском симпозиуме по хирономидам (Борок, 2003), II Всероссийском симпозиуме по амфибиотическим и водным насекомым (Воронеж, 2004), региональных и областных научно-практических конференциях (Владивосток, 1983; Южно-Сахалинск, 2000; Петропавловск-Камчатский, 1984, 2000, 2004), Чтениях памяти Владимира Яковлевича Леванидова (Владивосток, 2003, 2005, 2008).

**Личный вклад автора.** Диссертационная работа является результатом многолетних (1979 - 2006 гг.) гидробиологических исследований автора, проведенных в бассейнах восьми крупных камчатских рек. Все результаты получены лично автором, либо при его непосредственном участии в качестве ответственного исполнителя в случае коллективных работ. Всего собрано и обработано 530 количественных проб бентоса и 1925 проб дрефта (182 суточные серии), исследовано питание 3000 экз. молоди кижуча.

**Благодарности.** Автор приносит благодарность В.Н. Леману (ВНИРО) за многолетнее сотрудничество, а также специалистам БПИ ДВО РАН Т.М. Тиуновой, В.А. Тесленко, Т.И. Арефиной и Е.А. Макаренко, Н.И. Зеленцову (ИБВВ РАН), Л.А. Чубаревой (ЗИН РАН) за помощь при уточнении систематической принадлежности личинок поденок, веснянок, хирономид, мошек и блефаридерид. Автор считает приятным долгом выразить благодарность сотруднику ВНИРО Е.В. Есину, выполнившему GDA-анализ, и сотрудникам КамчатНИРО Т.Л. Введенской и Т.Н. Травиной, любезно предоставившим свои материалы по бентосу (20 проб) крупных предгорных рек. Автор глубоко призна-

тельна Т.И. Буркановой (ВНИРО) за помощь при составлении базы данных для статистического анализа.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 35 работ, из них 26 статей, в том числе 7 в журналах, рекомендованных ВАК.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы и приложений, изложена на 249 страницах, иллюстрирована 68 таблицами и 12 рисунками. Список литературы включает 330 источников, из которых 202 на иностранных языках. Обзор литературы приведен в соответствующих главах.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в 1979-2006 гг. в водотоках широкого типологического диапазона, принадлежащих восьми речным бассейнам (рис. 1).

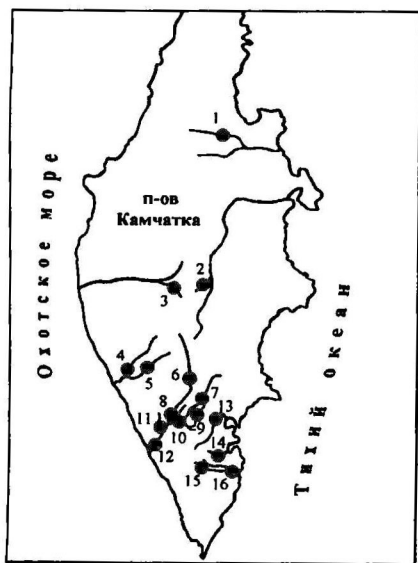


Рис. 1. Схема района работ:

- 1 - бассейн р. Левая Озерная,
- 2 - бассейн р. Камчатка,
- 3 - бассейн р. Ича,
- 4-5 - бассейн р. Кихчик,
- 6-12 - бассейн р. Большая,
- 13 - бассейн р. Паратунка,
- 14 - бассейн р. Вилпоча,
- 15-16 - бассейн р. Фальшивая

Исследования макрозообентоса проводили в 78 водотоках (ручьи и отдельные участки крупных рек). Способ отбора проб зависел от характера донных отложений; на каменисто-валунных грунтах использовали метод Шредера-

Жадина, на гравийно-галечных - бентометры (Тиунова, 2003), на мелкофракционных - дночерпатель Петерсена. Всего за период работ отобрано 530 количественных проб. Систематическую принадлежность личинок амфибиотических насекомых устанавливали в соответствии с возможностями современных определителей - 70 % идентифицированы до вида или группы видов, остальные до рода. Планарии, бокоплавы и пиявки определены до вида, олигохеты и моллюски — до семейства, поскольку по доступным определителям точной идентификации поддаются лишь несколько видов олигохет. Систематическую принадлежность водяных клещей, нематод, мермитид и волосатиков не устанавливали.

По встречаемости и средней численности виды были сгруппированы в 4 категории: массовые - частота встречаемости 80-100 %, средняя численность в водотоках одного или нескольких типов превышает 1000 экз./м<sup>2</sup>, обычные - частота встречаемости 50-79 %, средняя численность всегда менее 1000 экз./м<sup>2</sup>, редкие - частота встречаемости 10-45 % и единичные - менее 10 %. При определении структуры сообществ использована классификация Чельцова-Бebutова в модификации В.Я. Леванидова (1977): доминанты – доля в общей численности равна или больше 15,0 %, субдоминанты - от 5,0 до 14,9 %, второстепенные - от 1,0 до 4,9 %, третьестепенные - менее 1,0 %.

Материалом для статистического анализа послужили 244 бентосные съемки, выполненные в общий для всех водотоков период - с середины июля до начала сентября. На их основании создана база данных, содержащая сведения о средней численности 288 таксонов донных беспозвоночных в 78 водотоках. В число анализируемых таксонов вошли 146 видов хирономид, 16 мошек, 33 прочих двукрылых, 26 поденок, 15 веснянок, 20 ручейников, 6 жуков, по одному сетчатокрылых и стрекоз, 5 планарий, 6 ракообразных, 2 пиявок, а также олигохеты (6 семейств) и моллюски (5 семейств). Правомочность разделения донного населения водотоков на подмножества, включающие сообщества разных типов, установлена методом общей дискриминации (GDA) в программе Statistica 7.0. Выбор модуля GDA-анализа обоснован, во-первых, возможностью его исполь-

зования в качестве описательного метода без проверки статистических гипотез, во-вторых, возможностью пошагово отслеживать результаты работы алгоритма, т.е. использовать в анализе наиболее значимые группы видов. Графическое отображение результатов осуществили методом канонического анализа подмножеств предикторов, которые включились в дискриминирующие функции GDA-анализа. Графики строили в пространстве 2-х главных дискриминирующих корней  $n$ - (1 шаг),  $m$ - (2 шаг) и  $k$ - (3 шаг) мерного пространства.

Реакцию макрозообентоса на изменение гранулометрического состава грунта исследовали в июле 1992 и 1994 гг. в р. Первая Красная. На контрольном участке переката длиной 200 м были выбраны восемь микробиотопов, в которых измеряли глубину, скорость течения, отбирали пробы грунта и зообентоса. Результаты обрабатывали с использованием пакета STATGRAPHICS (Леман, Чебанова, 2005).

*Дрифт донных беспозвоночных* исследовали круглогодично (5 водотоков), в апреле-сентябре (4 водотока) и в июне-июле (13 водотоков). Сравнительный анализ дрефта в водотоках разного типа выполнен на материале, собранном в общий для всех водотоков период (июнь-июль). Суточные серии обловов дрефта с отбором проб каждые 3 часа проводили на постоянных для каждого водотока разрезах сачком (входное отверстие 0,1х0,2 м, длина мешка 1,5 м, газ № 38), который устанавливали на шести станциях: по поперечному профилю реки - у берегов и в центре, по горизонтам - у поверхности и у дна. Экспозиция сачка на каждой станции в зависимости от скорости течения составляла 30-60 с, одновременно измеряли скорость течения и температуру воды. Полученные данные усредняли и пересчитывали на единицу объема (1 м<sup>3</sup>) с учетом коэффициента фильтрации сачка. Всего выполнено 182 суточных серий обловов (1960 количественных проб).

*Пищевое поведение молоди кижуча* изучали в нижнем течении мелководного "лососевого ключа". В течение года выполнены 13 суточных серий одновременных обловов молоди, дрефта и вылета амфибиотических насекомых с отбором проб каждые 3 часа. Молодь облавливали мальковым неводом (ячей 8

мм) и сачком (газ № 15), дрейф - по стандартной методике, имаго - с помощью трех конических ловушек (площадь основания  $0,5 \text{ м}^2$ ), установленных непосредственно на дно. Перед началом суточных обловов в том же биотопе проводили бентосные съемки. Материал по питанию 2600 рыб обработан общепринятым методом (Руководство..., 1961). Скорость переваривания пищи у молоди кижуча (400 экз.) определяли экспериментально в русловых садках при суточном колебании температуры воды в ключе  $4,7 - 11,2 \text{ }^{\circ}\text{C}$ .

Суточную динамику питания рыб определяли по среднему количеству свежезаглоченных кормовых объектов за каждый трехчасовой интервал, поскольку традиционный метод определения суточной ритмики питания молоди по общим индексам наполнения желудков, рассчитанным по массе пищевого комка, не отражал динамику потребления кормовых объектов. Свежезаглоченными считали личинок, куколок и имаго без каких-либо видимых повреждений хитинового покрова. Сходство питания сеголеток с дрейфом, бентосом и вылетом имаго оценивали с помощью коэффициентов корреляции Спирмена ( $r_p$ ), ассоциации Юла ( $r_a$ ) и критерия достоверности ( $\chi^2$ ).

## ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОТОКОВ

На Камчатке преобладают горные и предгорные водотоки, равнинные участки русел имеют ограниченное распространение, в основном на малых реках западной низменной части полуострова. Благодаря значительной доле подземного питания и высокой скорости течения большинство рек зимой не замерзает или характеризуется неустойчивым ледоставом. По термическому режиму камчатские водотоки умеренно холодноводные, только лимнокрены, реокрены и горные потоки на высоте более 800 м над уровнем моря – холодноводные.

Согласно принятой классификации водотоков по гидролого-геоморфологическим характеристикам (География и..., 2004), в один тип выделяются участки водотоков близкого размера и водности, находящиеся в одной высотной зоне, а также имеющие одинаковый морфодинамический тип русла и характер русловых отложений. Соответственно, водотокам одного типа присущ специфический комплекс экологических факторов (температура и расход воды, ско-

рость течения, грунт и проч.), взаимообусловленных и влияющих на организмы как целостная система (Жадин, 1940, 1950; Бродский, 1976). Таким образом, тип водотока является интегральной характеристикой среды обитания населяющей его биоты. Как правило, тип водотока от истока к устью изменяется.

По гидролого-морфологическим характеристикам 78 обследованных водотоков (ручьи и отдельные участки рек) разделены нами на 13 типов (табл. 1).

Таблица 1.

## Гидролого-морфологические характеристики обследованных водотоков

Типы водотоков			п	T	h	V	Грунт
горные водотоки без чередования плесов и перекатов, $H_{абс}$ 300-1200 м							
Ручьи и малые реки	$H_{абс}$ 800-1200 м	Реокрены	3	3,8	0,2	0,4	галечно-валунный
		склоны со снежниками	3	4,5	0,4	1,1	галечно-валунный
		склоны без снежников	7	6,3	0,4	1,0	галечно-валунный
	$H_{абс}$ 450-700 м		15	8,0	0,4	0,8	валунно-галечное
	$H_{абс}$ 300-400 м		12	8,6	0,3	0,8	валунно-галечное
Крупные реки	$H_{абс}$ 400-600 м		4	10,0	0,9	0,8	галечно-валунный
предгорные водотоки с чередованием плесов и перекатов, $H_{абс}$ 70-300 м							
Ручьи и малые реки	разветвленное русло		9	10,5	0,5	0,7	гравийно-галечное
Крупные реки	неразветвленное русло		4	9,6	1,0	1,4	гравийно-галечное
	разветвленное русло		6	9,5	0,8	1,3	гравийно-галечное
Лимнокрены	озерообразные родники, $S$ до 600 м <sup>2</sup>		2	4,7	0,6	0,1	скопления ила
«Лососевые ключи»	отпнуровавшиеся протоки крупных рек с выходами грунтовых вод		5	6,8	0,7	0,3	заиленная галька
малые равнинные водотоки, $H_{абс}$ 20-70 м							
Меандрирующие, с чередованием плесов и перекатов			3	14,4	0,7	0,7	галька, гравий, ил
«Тундровые», с выровненным дном и с коричневой водой			5	15,6	0,5	0,3	гравий, ил, торф

Примечание: п – число обследованных водотоков; гидрологические параметры (T – температуры воды, °C; h – глубина, м; V – скорость течения, м/с) приведены по результатам измерений в летнюю межень.

В группе горных водотоков выделили реокрены (начало стока), малые водотоки с неразветвленным, порожистым руслом, расположенные в трех высотных горизонтах, и крупные реки. К предгорным отнесли малые водотоки и участки русел крупных рек, характеризующиеся чередованием плесов и перекатов, а также пойменно-русовыми разветвлениями. Широко распространены в среднем течении крупных предгорных рек "лососевые ключи", которые явля-



ются ценными нерестово-выростными биотопами тихоокеанских лососей (Леванидов, 1981). "Лососевые ключи" - это отшнуровавшиеся речные протоки с мощным грунтовым питанием. К равнинным водотокам отнесли меандрирующие участки русел малых рек, протекающих по холмисто-увалистым равнинам западного побережья, а также небольшие водотоки заболоченных низменностей, которые на Камчатке называют «тундровыми».

Специфика условий обитания в водотоках разного типа определяет особенности видового состава и количественной структуры донного населения.

### ГЛАВА 3. ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР БЕНТОФАУНЫ ВОДОТОКОВ КАМЧАТКИ

#### 3.1. Распределение донных беспозвоночных в водотоках разного типа.

Отличительными особенностями камчатской бентофауны до настоящего времени считались небольшое разнообразие, отсутствие строгих стенобионтов и слабая типологическая приуроченность видов (Леванидов, 1981; Леванидова, 1970, 1982), однако нами установлено, что распространение большинства видов приурочено к одному или нескольким типам водотоков (рис. 2).

К стенобионтам отнесены нами хирономиды *Diamesa steinboeckii*, *D. bertrami*, *D. aberrata*, *D. geminata*, *Orthocladius (M) roussellae*, мошки *Gimnopaïs bifistulatus*, *G. frontatus*, *Twinnia* sp. и ракообразные отр. Bathynellacea, которые встречаются только в холодноводных горных водотоках, причем наиболее многочисленны в зоне снежников. Распространение хирономид *Pseudodiamesa* gr. *nivosa*, *Micropectra pharetrophora* и *Tanytarsus* gr. *chinyensis* ограничено предгорными водотоками с мощным грунтовым питанием. Эти виды господствуют на заиленном дне лимнокренов, в «лососевых ключах» их численность напрямую зависит от доли грунтового питания.

Выделение эврибионтов в камчатской бентофауне условно, т.к. исследованиями не были охвачены водотоки на высоте более 1200 м. Но и в ограниченном диапазоне высот всего 40 видов встречаются в водотоках любого типа.

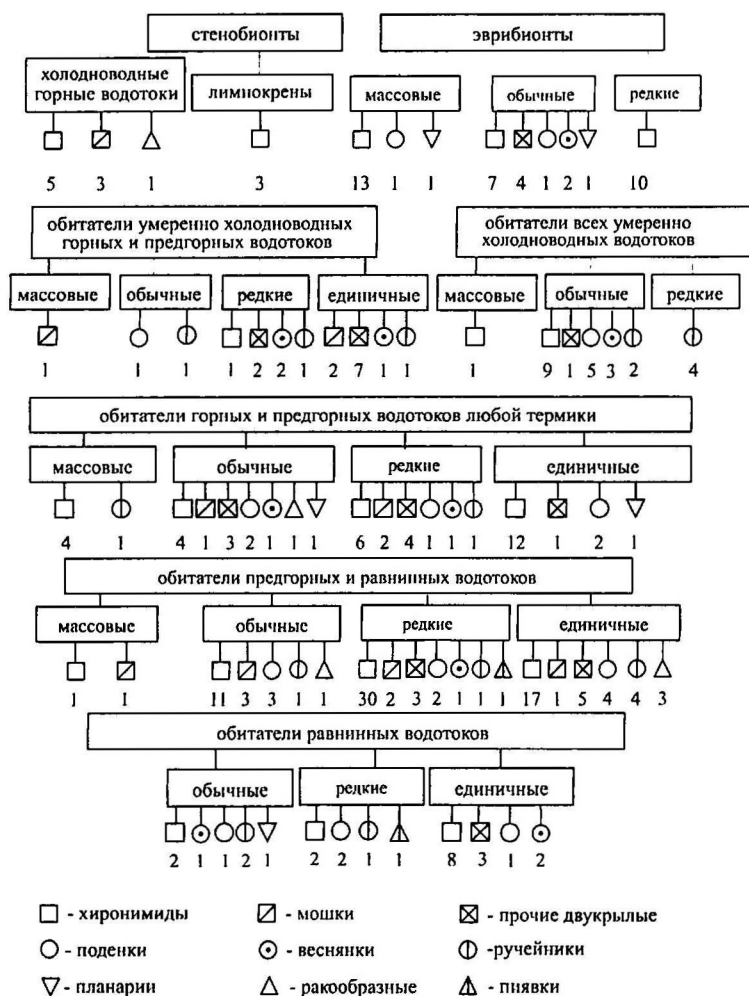


Рис. 2. Схема распределения донных беспозвоночных в водотоках разного типа (цифрами обозначено количество видов, обитающих только в данной группе водотоков)

Несмотря на широкое распространение, эврибионты проявляют явную типологическую приуроченность, выраженную количественно. Например, поденки *Baetis bicaudatus*, судя по встречаемости и численности (90 %, 2000 экз./м<sup>2</sup>),

предпочитают умеренно холодноводные малые горные водотоки, в крупных горных реках их вдвое меньше, в предгорных - не более 400 экз./м<sup>2</sup>, в равнинных водотоках вид встречается единично. Из 13 массовых видов хирономид *Diamesa* gr. *insignipes* предпочитает холодноводные горные, *Eukiefferiella* gr. *gracei*, *Rheocricotopus effusus*, *Orthocladius* (E.) *saxosus*, *O.* (M.) *frigidus*, *Parorthocladius nudipennis* - умеренно холодноводные горные водотоки, в предгорьях - "лососевые ключи", *Pagastia. orientalis*, *Tvetenia* gr. *bavarica* - крупные горные и предгорные реки, *Micropsectra* gr. *praecox*, *Orthocladius nitidoscuteellatus* - крупные предгорные, *Stilocladius orientalis*, *Thienemanniella* gr. *clavicornis* - малые предгорные, *Rheotanytarsus pentapodus* - равнинные водотоки. Планарии *Polycelis schmidt* особенно многочисленны в реокренах.

В любых умеренно холодноводных водотоках встречаются 25 видов. Массовые хирономиды *Orthocladius obumbratus* и относительно многочисленные поденки *Ephemerella aurivillii*, *Drunella triacantha*, *Baetis* (*Acentrella*) *sibiricus*, ручейники *Apatania crymophila* и веснянки *Taenionema japonicum* предпочитают крупные предгорные, а ручейники *Brachycentrus americanus* - крупные горные реки.

К горным и предгорным водотокам приурочены 69 видов, которые делятся на две группы. Первая представлена 49 видами, которые населяют водотоки во всем диапазоне высот. Хирономиды *D. davis* и *D. gregsoni* являются массовыми в холодноводных горных потоках, ручейники *A. zonella* — в реокренах и лимнокренах, хирономиды *Orthocladius* sp. 4 — в умеренно холодноводных крупных реках. Относительно многочисленные виды этой группы предпочитают малые горные водотоки, мошки *Helodon kamtschaticus* - умеренно холодноводные, поденки *Cinygmula putoranica* и типулиды *Arctotipula salisetorum* - холодноводные. Ко второй группе отнесены 20 видов, обитающих только в умеренно холодноводных горных и предгорных водотоках. Мошки *H. alpestris* в массе населяют порожистые ручьи каскадного типа, поденки *Epeorus* (*Iron*) *maculatus* и ручейники *Anagapetus schmidt* относительно многочисленны в крупных реках.

Только в предгорных и равнинных водотоках встречаются 95 видов. Характерными особенностями этой группы являются присутствие хирономид подсем. Tanypodinae (5 видов) и Prodiamesinae (3 вида), мошек подсем. Simuliinae (7 видов) и большого количества видов хирономид подсем. Chironominae (триба Tanytarsini 6 видов, триба Chironomini 15 видов), приуроченных к нижнему течению крупных предгорных рек и малым равнинным водотокам. Несмотря на значительное разнообразие этой группы беспозвоночных, в ней всего 2 массовых и 19 обычных видов, остальные, в частности почти все виды подсем. Chironominae, - "редкие" либо "единичные". Хирономиды *Heterotrissocladius* gr. *marcidus* в массе встречаются в лимнокренах, мошки *Cnetha curvans* - на речных перекатах. Относительно многочисленные хирономиды *Odontomesa fulva*, мошки *Archesimulium tumulosum* и поденки *Caenis* sp. предпочитают крупные предгорные реки, хирономиды *Rheopelopia ornata*, *Potthastia gaedii* и поденки *Baets vernus*, *B. fuscatus* - малые равнинные, бокоплав *Gammarus lacustris* - "тундровые" водотоки.

Исключительно в равнинных и "тундровых" водотоках обнаружено 27 видов, из них только ручейники *Agapetus inaequispinosus*, *Ceratopsyche nevae*, поденки *Heptagenia sulphurea* и веснянки *Amphinemura standfussi* относительно многочисленны в малых равнинных речках.

**3.2. Экологическая характеристика бентофауны.** На основании анализа встречаемости и численности беспозвоночных в водотоках разного типа установлены экологические предпочтения массовых, обычных и некоторых редких видов (всего 113). Обсуждаются жизненные циклы 36 видов амфибиотических насекомых, а также продукционные характеристики 6 массовых видов хирономид и 1 вида ручейников. Аутэкологический анализ наглядно показал, что 75 % массовых и обычных видов, составляющих основу донного населения камчатских водотоков, относятся литореофильному комплексу.

#### **ГЛАВА 4. ТИПЫ СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА В ВОДОТОКАХ КАМЧАТКИ**

Современные представления о закономерностях формирования речных экосистем основаны на двух альтернативных, но взаимодополняющих концепциях. Согласно концепции непрерывного «Речного континуума» (Vannote et al., 1980), структура и функции экосистемы изменяются поступательно в соответствии с последовательной модификацией гидрологических параметров потока и морфологии русла вниз по течению. Концепция "Динамики пятен" (Pringle et al., 1988) утверждает дискретные, скачкообразные изменения речных экосистем, обусловленные сменой обособленных макробиотопов, т.е. участков русел в пределах определенных ландшафтных областей. Поскольку ландшафт и геология территории определяют гидрологический и морфологический облик рек, при наличии в пределах бассейна нескольких ландшафтных "пятен" речная сеть разделяется на соответствующее количество макробиотопов, а население - на более или менее обособленные сообщества. Согласно этому подходу в пределах одной ландшафтной области все реки, в том числе принадлежащие разным бассейнам, гидрологически и морфологически подобны, относятся к одному типу, а их населению присущи общие черты.

**4.1. Дискриминантный анализ связи структуры сообществ макрозообентоса с типами водотоков.** В исследованных водотоках минимальное разнообразие донного населения наблюдается в реокренах и лимнокренах (56 и 64 таксона), максимальное – в крупных предгорных реках (190 таксонов), в водотоках других типов обнаружено от 84 до 147 таксонов, из них более половины общих. Тем не менее, удалось выявить специфические особенности населения в водотоках разного типа, касающиеся не столько видового состава, сколько структуры численности. Исследования, проводившиеся в некоторых водотоках в течение двух-трех смежных лет, показали, что в стабильных условиях ядро сообщества (доминанты и субдоминанты) сохраняется неизменным, причем состав массовых видов, наиболее приспособленных к данным условиям среды, в водотоках разного типа очевидно различается.

Если выявленные особенности донного населения в водотоках разного типа отражают естественное закономерное распределение донных беспозвоноч-

ных, возникает реальная возможность типизации сообществ камчатской бентофауны. Для проверки этой гипотезы исследовали достоверность различий показателей средней численности 288 таксонов донных беспозвоночных в 78 водотоках разного типа посредством общего дискриминантного анализа.

На первом шаге GDA-анализа (рис. 3) при одновременной дискриминации населения водотоков всех типов достоверно ( $R\ 0,99$ ,  $p\ 0,001$ ) выделились 4 группы сообществ – население реокренов, "лососевых ключей" с лимнокренами, население малых равнинных рек (обычные и "тундровые") и население различных горных и предгорных водотоков, попавшее в одну компактную факторную область. На втором шаге при дискриминации населения горно-предгорных водотоков достоверно ( $R\ 0,93$ ,  $p\ 0,041$ ) обособились сообщества крупных предгорных рек, крупных горных рек, холодноводных высокогорных потоков и смешанной группы умеренно холодноводных малых горных и предгорных водотоков. Значимость дискриминации этой группы на третьем шаге анализа находилась на границе достоверности ( $R\ 0,63$ ,  $p\ 0,052$ ). При каноническом анализе первый корень четко отделил сообщество малых предгорных водотоков от горных, второй – разделил некомпактные факторные области, соответствующие сообществам горных водотоков разных высотных зон.

В соответствии с GDA-анализом камчатская бентофауна достоверно разделяется на 7 типов сообществ: 1 - население реокренов, 2 - население холодноводных высокогорных малых водотоков, 3 – население умеренно холодноводных малых горных и предгорных водотоков, 4 - население «лососевых ключей» и лимнокренов, 5 - население крупных горных рек, 6 - население крупных предгорных рек и 7 - население малых равнинных водотоков. Население обычных и "тундровых" равнинных водотоков, «лососевых ключей» и лимнокренов, а также крупных предгорных рек с двумя типами русел по показателям численности не разделяется. Таким образом, выделение сообществ наглядно доказало, что в водотоках определенного типа, встречающихся в бассейнах одной или нескольких рек, сходство условий обитания обуславливает общность видового состава и структурных характеристик донного населения.

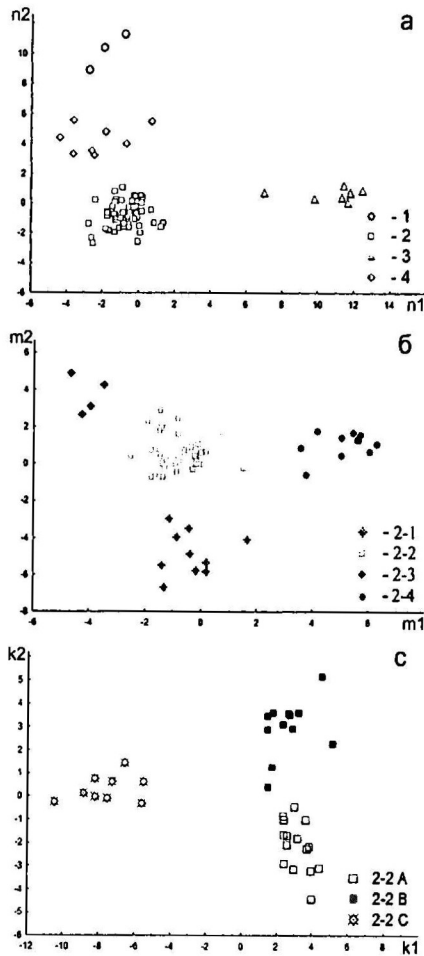


Рис. 3. Пошаговый канонический анализ выборок бентоса из водотоков разного типа в пространстве главных дискриминирующих корней (а – первый шаг: 1-реокрены, 2-горно-предгорные водотоки, 3-"лососевые ключи" с лимнокренами, 4-равнинные и "тундровые" водотоки; б – второй шаг: 2-1- высокогорные малые водотоки, 2-2-малые горные водотоки ( $H_{\text{вс}}$  300-700 м), 2-3-крупные горные реки, 2-4-крупные предгорные реки; с – третий шаг: 2-2А-малые горные водотоки на высоте 450-700м, 2-2В-малые горные водотоки на высоте 300-400 м, 2-2С-малые предгорные водотоки).

**4.2. Характеристика выделенных сообществ макрозообентоса.** Типовые характеристики выделенных сообществ предлагается использовать в качестве "регионального фона" при проведении биомониторинга состояния лососевых водотоков в зонах антропогенного воздействия.

Сообщество реокренов. Представлено 56 таксонами донных беспозвоночных, из них 18 встречаются практически постоянно. Средняя численность и биомасса сообщества составляют  $16,1 \pm 3,2$  тыс. экз./м<sup>2</sup> и  $53,09 \pm 18,93$  г/м<sup>2</sup>. Доминанты по численности - планарии *P. schmidt* (18 %), ручейники *A. zonella* (15 %), хирономиды *E. gr. gracei* (15 %), по биомассе - немногие, но крупные типулиды *A. salisetorum* (65 %) и ручейники *A. zonella* (17 %).

Сообщество холодноводных малых горных водотоков. Характерными признаками этого сообщества являются присутствие высокогорных стенобионтов и абсолютное доминирование хирономид рода *Diamesa*. Из 114 таксонов, входящих в его состав, в водотоках, стекающих по склонам с нетающими летом снежниками, обнаружено 93, на склонах без снежников - 84 (коэф. фаунистического сходства Сёренсена 75 %). В суровых температурных условиях средняя численность и биомасса сообщества низкие  $6,2 \pm 0,5$  тыс. экз./м<sup>2</sup> и  $4,32 \pm 0,45$  г/м<sup>2</sup>, доля диамез в этих показателях составляет - 49 и 59 %, ортокладиин - 31 и 20 %. Доминирует *D. davis* (24 %), субдоминанты - *D. gregsoni* (13 %) и мелкие олигохеты-энхитреиды (7 %). При более благоприятном температурном режиме количественные показатели достигают  $28,5 \pm 5,8$  тыс. экз./м<sup>2</sup> и  $31,93 \pm 7,78$  г/м<sup>2</sup>. Основу населения также составляют диамезы (47 %) и ортокладиины (28 %), но число массовых видов увеличивается; доминируют *D. davis* (17 %) и *D. gregsoni* (18 %), субдоминанты - *O. saxosus* (12 %), *D. gr. insignipes* (8 %) и *E. gr. gracei* (6 %). Половину биомассы сообщества обеспечивают обычные в холодноводных водотоках типулиды *A. salisetorum* (38 %) и веснянки *Arcynopteryx sp.* (15 %).

Сообщество умеренно холодноводных малых горных и предгорных водотоков. Хотя разделение этого сообщества на подгруппы не достоверно, между ними прослеживаются заметные структурные различия. В порожистых горных



водотоках, протекающих на горизонтах 450-700 м и 250-400 м, обнаружено по 101 таксону донных беспозвоночных (коэф. Сёрнсена 78 %). В водотоках верхнего горизонта количественные показатели составляют  $15,6 \pm 1,7$  тыс. экз./м<sup>2</sup> и  $18,58 \pm 2,42$  г/м<sup>2</sup>, по численности доминируют поденки *B. bicaudatus* (19 %) и мошки *H. alpestris* (15 %), субдоминанты - хирономиды *E. gr. gracei* (8 %), *T. gr. bavarica* (8 %). В водотоках нижнего горизонта доля крупных беспозвоночных в сообществе уменьшается, а мелких хирономид-ортокладин возрастает, поэтому заметное увеличение численности населения ( $22,4 \pm 5,2$  тыс. экз./м<sup>2</sup>) не влияет на его биомассу ( $19,48 \pm 2,45$  г/м<sup>2</sup>). Доминантов по численности нет, субдоминанты - поденки *B. bicaudatus* (10 %) и хирономиды *T. gr. bavarica* (10 %), *E. gr. gracei* (8 %), *E. gr. devonica* (7%).

Население малых предгорных водотоков с разветвленным руслом отличается бóльшим разнообразием (147 таксонов) и абсолютным преобладанием по численности мелких хирономид - *M. gr. praecox* (28 %), *S. orientalis* (6 %) и *T. gr. clavicornis* (6%). Несмотря на высокую численность  $21,4 \pm 6,9$  тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса населения составляет всего  $12,45 \pm 2,00$  г/м<sup>2</sup>.

Сообщество крупных горных рек характеризуется небольшим разнообразием (86 таксонов) и обилием -  $26,6 \pm 7,3$  тыс. экз./м<sup>2</sup> и  $23,31 \pm 6,28$  г/м<sup>2</sup>. Доминантов по численности в сообществе нет, к субдоминантам отнесены хирономиды *T. gr. bavarica* (14 %), *P. orientalis* (12 %), *Orthocladius* sp. 4 (8 %), *O. frigidus* (6 %), олигохеты—энхитреиды (9 %) и поденки *B. bicaudatus* (6 %). По биомассе доминируют ручейники *B. americanus* (28 %), субдоминанты - ручейники *A. schmidi* (13 %) и поденки *Epeorus (I.) maculatus* (8 %).

Сообщество крупных предгорных рек. Крупные камчатские реки, пересекающие на пути к морю предгорья, холмисто-увалистые равнины и приморские низменности, сохраняют на этих участках русла предгорный характер, только в самых низовьях гравийно-галечные грунты частично замещаются песчано-илистыми, характерными для равнинных рек.

В среднем течении крупных предгорных рек сообщество отличается разнообразием (190 таксонов), высокой численностью ( $24,7 \pm 5,4$  тыс. экз./м<sup>2</sup>) и отно-

сительно небольшой биомассой ( $13,49 \pm 3,66 \text{ г/м}^2$ ), поскольку в нем, как и в малых предгорных водотоках, по численности преобладают личинки мелких хирономид: *M. gr. praecox* (21 %), *O. obumbratus* (7 %), *T. gr. bavarica* (5 %), *P. orientalis* (5 %), *O. nitidoscutellatus* (5 %). Заметную роль в формировании общей биомассы играют поденки *C. cava* (5 %), веснянки сем. Perlodidae (12 %), ручейники *O. unicolor* и *B. americanus* (9 %), типулиды *A. salisetorum* (7 %).

В нижнем течении крупной предгорной реки Большая донное сообщество характеризуется меньшим разнообразием (100 таксонов), относительно высокой численностью 18 тыс. экз./м<sup>2</sup> и низкой биомассой  $7,48 \text{ г/м}^2$ , а также замещением литофилов псаммо- и пелофилами. По сравнению со средним течением реки суммарная доля поденок, веснянок и ручейников по численности сокращается с 14 до 3 %, а олигохет (тубифициды, люмбрикулиды) и хирономид трибы Chironomini возрастает с 0,4 до 11 % и с 0,9 до 10 %, соответственно. Основу сообщества составляют хирономиды *O. obumbratus* (18 %), *O. nitidoscutellatus* (12 %), *M. gr. praecox* (7 %), *P. albicorne* (5 %), тубифициды (9 %), люмбрикулиды (5 %). По биомассе доминируют тубифициды (22 %).

Сообщество "лососевых ключей" и лимнокренов отличается присутствием родниковых стенобионтов. Население лимнокренов (64 таксона) отличается высокой численностью и биомассой -  $33,2 \pm 4,4$  тыс. экз./м<sup>2</sup> и  $40,12 \pm 11,57 \text{ г/м}^2$ , причем доля стенобионтных хирономид *P. gr. nivosa* в этих показателях достигает 30 и 40 %, соответственно. Субдоминантами по численности являются стенобионтные танитарзины *M. pharetrophora* (14 %), *T. gr. chinyensis* (5 %) и обычная в предгорных реках ортокладиина *H. gr. marcidus* (8 %). Население "лососевых ключей" разнообразнее (119 таксонов), его состав и обилие зависят от доли грунтового питания. Численность и биомасса -  $34,9 \pm 5,8$  тыс. экз./м<sup>2</sup> и  $29,56 \pm 4,67 \text{ г/м}^2$ . По численности преобладают мелкие ортокладиины (55 %). Основу высокой биомассы формируют немногие крупные виды: *P. gr. nivosa* (14 %), *A. salisetorum* (14 %), *Arcynopteryx* sp. (16 %) и *P. schmidtii* (8 %).

Сообщество равнинных водотоков. Население малых водотоков равнин и заболоченных участков западного побережья сходно по видовому составу (ко-

эф. Сёренсена 70 %), но существенно различается по обилию. На меандрирующих участках равнинных рек обнаружено 128 таксонов беспозвоночных, количественно преобладают мелкие хирономиды и мошки подсем. Simuliinae, поэтому несмотря на высокую численность -  $20,4 \pm 2,6$  тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса населения низкая -  $9,23 \pm 2,09$  г/м<sup>2</sup>. По численности выделяются хирономиды *R. pentapodus* (15 %), *O. obumbratus* (11 %), *M. gr. praecox* (10 %) и мошки *C. curvans* (10 %). Население "тундровых" водотоков разнообразно (120 таксонов), но малочисленно -  $4,9 \pm 1,2$  тыс. экз./м<sup>2</sup>, на участках так называемых "торфяных каналов" - не более 0,5 тыс. экз./м<sup>2</sup>. При этом благодаря крупным моллюскам, олигохетам и бокоплавам *G. lacustris* средняя биомасса составляет  $8,86 \pm 2,92$  г/м<sup>2</sup>, а в местах их скопления может достигать 32 г/м<sup>2</sup>.

Сообщества макрозообентоса исследованных рек региона по составу представляют собой ритрон (Illies, 1961) и, хотя в нижней части речных бассейнов появляются немногочисленные типичные обитатели потомали, господствующее положение в камчатской бентофауне занимают представители литореофильного комплекса.

**4.3. Распределение сообществ макрозообентоса по продольному профилю реки.** Река Начилова (бассейн р. Большая), протяженностью 72 км, берет начало на склонах невысоких сопок ( $H_{абс}$  350-550 м) Срединного хребта, пересекает предгорья ( $H_{абс}$  100-350 м), в среднем и нижнем течении протекает по Западно-Камчатской низменности ( $H_{абс}$  10-100 м). Выраженный горный пояс в ее бассейне занимает 5 %, предгорный - 25 %, равнинный - 70 % территории. От истока к устью тип реки последовательно изменяется; в начале стока - реокрен, на горных склонах - порожистый водоток, у подошвы сопки - предгорный с пойменно-руслowymi разветвлениями, на равнине - равнинный меандрирующий, на приморской низменности - "тундровый". За 4 года наблюдений (июль - август) в реке обнаружено 160 таксонов донных беспозвоночных, из них на всем протяжении русла встречаются единицы. Сообщество реокрена отличается небольшим видовым разнообразием, поэтому его сходство с населением горного порожистого участка русла невелико (коэф. Сёренсена 48 %). Сходство

фаун горного и предгорного участков составляет 72 %; предгорного и равнинного - 61 %; равнинного и "тундрового" - 55 %.

В сообществе реокрена одного из горных притоков р. Начилова ( $H_{\text{абс}}$  360 м), обследованного один раз в конце сентября, было обнаружено 25 таксонов донных беспозвоночных, их численность составляла 4,9 тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса - 10,10 г/м<sup>2</sup>. Состав доминантов обычен для этого типа сообщества - планарии *P. schmidtii*, ручейники *A. zonella* и типулиды *A. salisetorum*.

В сообществе горного участка реки ( $H_{\text{абс}}$  230 м) встречается 76 таксонов беспозвоночных, по численности преобладают мелкие хирономиды *E. gr. devonica* (16 %), *T. gr. bavarica* (10 %), *M. gr. praecox* (8 %), *E. gr. gracei* (7 %), *R. effusus* (6 %) и поденки *B. bicaudatus* (13 %). На порогах численность и биомасса в среднем составляют 23,3 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 24,87 г/м<sup>2</sup>, на отдельных порогах достигают 68,0 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 73,66 г/м<sup>2</sup>. В эрозионных углублениях и прибрежных мелководьях с песчаным дном встречается до 40 % видов, количественные показатели в среднем не превышают 5,7 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 5,55 г/м<sup>2</sup>.

Сообщество предгорного участка реки разнообразнее (92 таксона), но по обилию уступает населению горного - средняя численность 13,8 тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса 12,25 г/м<sup>2</sup>. По численности доминирует *M. gr. praecox* (19 %), субдоминанты - хирономиды *E. gr. gracei* (10 %) и поденки *C. cava* (7 %). На этом участке русла условия обитания на перекатах и мелководных плесах различаются несущественно, тем не менее, качественный состав, количественные показатели населения на перекатах (75 таксонов, 16,5 тыс. экз./м<sup>2</sup>, 14,01 г/м<sup>2</sup>) несколько выше, чем на плесах (64 таксона, 11,07 тыс. экз./м<sup>2</sup>, 10,48 г/м<sup>2</sup>).

На равнинном участке реки, отличающемся умеренным течением и обилием водной растительности на перекатах и относительно глубоких плесах, обнаружено 89 таксонов донных беспозвоночных, средняя численность и биомасса которых составляют 16,3 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 11,49 г/м<sup>2</sup>. В сообществе по численности доминируют танитарзины *R. pentapodus* (17 %), *M. gr. praecox* (16 %), к рангу субдоминантов относятся таниподины *R. ornata* (7 %) и мошки *C. curvans* (10 %). Следует отметить появление хирономид трибы Chironomini (6 видов), а

также поденок, веснянок и ручейников (15 видов), предпочитающих равнинные участки предгорных рек и равнинные водотоки (гемипотамофилы). Из них только поденки *H. sulfurea* и ручейники *Micrasema* sp. предпочитают плесы, остальные более многочисленны на перекатах. На относительно мелководных гравийно-галечных перекатах средняя численность и биомасса бентоса значительно выше (24,4 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 15,09 г/м<sup>2</sup>), чем на песчано-галечных заиленных плесах (8,2 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 7,89 г/м<sup>2</sup>).

Сообщество приустьевое "тундрового" участка реки характеризуется снижением разнообразия (69 таксона) и численности (средняя 7,3; максимальная 13,5 тыс. экз./м<sup>2</sup>). Благодаря крупным моллюскам, олигохетам и бокоплавам биомасса составляет в среднем 18,43 г/м<sup>2</sup>, а в местах их скопления может достигать 30 г/м<sup>2</sup>. Относительно многочисленны хирономиды *T. gr. clavicornis* (12 %), *C. gr. tremulus* (9 %), олигохеты (11 %) и бокоплав *G. lacustris* (7 %).

Таким образом, изменение типологических характеристик участков русла модельной реки Начилова от горного - предгорного - равнинного до "тундрового" сопровождается закономерной сменой видового состава и структурных характеристик сообществ макрозообентоса.

**4.5. Реакция макрозообентоса на изменение гранулометрического состава грунта.** Известно, что разнообразие и обилие речной бентофауны положительно коррелирует со скоростью потока и отрицательно с глубиной (Тесленко, Холин, 2005; Ebrahimnezhad, Harper, 1997), при этом определяющим является тип субстрата и его стабильность (Grubaugh et al., 1996; Kohler, Soluk, 1997). В реках разнообразие и численность литофилов от истоков к устьям снижаются по мере увеличения доли мелкофракционных наносов (Bretschko, 1994; Hubert et al., 1996).

Связь состава и обилия макрозообентоса с качеством субстрата исследовали в метаритрали реки Первая Красная (бассейн р. Большая). На контрольном мелководном участке русла выделили восемь микробиотопов очевидно различавшихся по скорости течения и размерному составу грунта, который определяли по стандартным методикам (Леман, Чебанова, 2005). Наиболее тесно свя-

зано с течением содержание в грунте мелких  $< 1$  мм частиц ( $r = -0,78$ ,  $p = 0,95$ ); в прибрежной заводи со слабым течением (0,18 м/с) доля этих фракций на гравийно-галечном дне достигала 23 % по массе; в микробиотопах с умеренным течением (0,44-0,75 м/с) составляла 12-14 %, на быстром течении (1,1-1,2 м/с) не превышала 5 %.

В бентосе контрольного участка количественно преобладали хирономиды (доминанаты *P. orientalis* и *M. gr. praecox*), основу биомассы обеспечивали крупные поденки, веснянки и ручейники. Население выделенных микробиотопов существенно различалось по составу, структуре и количественным характеристикам. Литореофильные поденки, веснянки и ручейники (12 видов) явно предпочитали галечник в верхней части переката. На грунте с преобладанием гальки ( $d_{cp}$  13-16 мм) они составляли 11 % общей численности и 55 % биомассы населения, на грунте с преобладанием гравия ( $d_{cp}$  10-11 мм) - соответственно 9 % и 39 %, в заводи ( $d_{cp}$  9,5 мм) доля единичных зрелых поденок *E. aurivillii* и веснянок *Suwallia* sp. по массе не превышала 23 %. Литореофильные личинки хирономиды *P. orientalis* также предпочитали крупную гальку ( $d_{cp}$  14-16 мм). В этом микробиотопе их численность достигала 11-14 тыс. экз./м<sup>2</sup>, преобладали предкуколки и куколки, в остальных - молодь II и III возрастов. В заводи даже молодь *P. orientalis* встречалась единично (0,06 тыс. экз./м<sup>2</sup>). Численность относительно эвритопных личинок *M. gr. praecox* в выделенных микробиотопах колебалась в пределах 1-3 тыс. экз./м<sup>2</sup> с максимумом на крупной гальке. Население заиленного гравия в заводи существенно отличалось от населения собственно переката количественным преобладанием (62 %) пелофилов - хирономид *P. gr. branickii*, *P. gaedii*, *P. olivacea*, *O. fulva*, *P. albicorne*, *S. coracina* и мелких олигохет-энхитреид. Пелофилы достоверно предпочитали мелкие ( $< 0,5$  мм) грунты ( $r = 0,76$ ,  $p = 0,95$ ), доля литофилов в бентосе зависела, хотя и менее явно ( $r = 0,47$ ,  $p < 0,95$ ), от более крупных фракций (рис. 4). Относительно слабая связь с составом грунта у литофилов, очевидно, объяснялась тем, что обильная в период исследований молодь массовой *P. orientalis* встречалась не только на гальке, но и на крупном гравии.

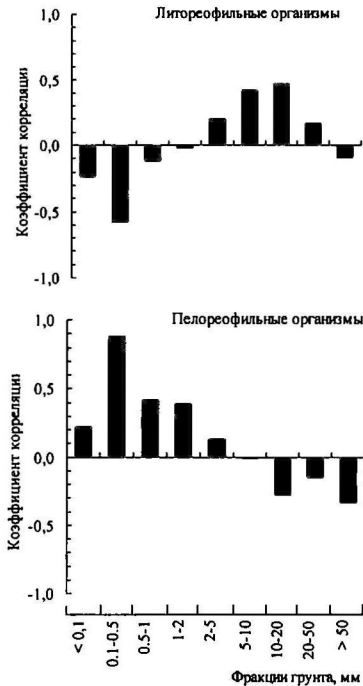


Рис. 4. Коррелогаммы избирательности лито- и пелофильных беспозвоночных по отношению к размерному составу речного грунта (по оси Y – коэффициенты корреляции Пирсона между содержанием отдельной фракции грунта и долей беспозвоночных данной экологической группы в % от общей численности бентоса).

Население четырех микробиотопов гальки ( $d_{\text{ср.}}$  11-16 мм) на умеренном и быстром течении характеризовалось единством структуры (парные  $K_{\text{пс}}$  66-83 %, средний 72 %), количественным преобладанием крупных литофильных беспозвоночных, высокой численностью и биомассой. Уменьшение среднего размера частиц грунта приводило к обеднению литофильного сообщества, а в заводи со слабым течением и мелкофракционными осадками происходила частичная замена литофилов пелофилами. Сходство населения заводи с прочими микробиотопами колебалось в пределах 17-30 %. Снижение среднего размера частиц грунта вызывало не только структурные изменения населения выделенных

микробиотопов и замену литофилов пелофилами, но сопровождалось закономерным снижением численности и биомассы беспозвоночных (рис. 5).

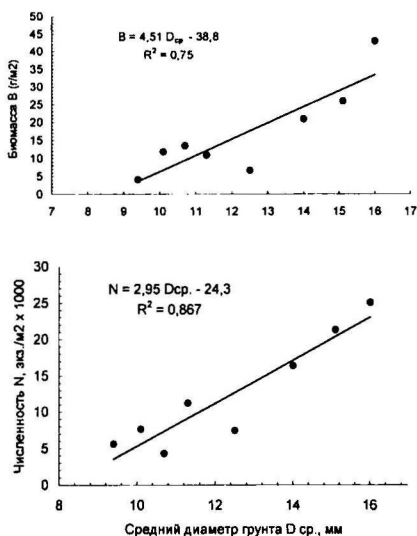


Рис. 5. Изменение биомассы и численности бентоса в зависимости от среднего размера частиц грунта.

Выявленная зависимость качественного состава и количественных показателей бентоса от гранулометрического состава грунта, бесспорно, имеет общий характер. Она отчетливо прослеживается в модельной р. Начилова как в масштабе структурной единицы плес-перекат, так и в масштабе всей реки. Увеличение доли мелкофракционных осадков на дне по мере снижения уклона речного русла и скорости течения приводит к закономерному обеднению литофильного населения, частичной замене его псаммо- и пелофилами и, как следствие, к снижению общей численности и, особенно, биомассы макрозообентоса при переходе от горных участков русла к предгорным, равнинным и "тундровым". Очевидно, что это справедливо и для крупных речных бассейнов.

## ГЛАВА 5. СОСТАВ И ДИНАМИКА ДРИФТА ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ВОДОТОКАХ РАЗНОГО ТИПА



Дрифт, или перемещение речным потоком донных беспозвоночных, совершающих активные миграции или попавших в толщу воды случайно, является общей особенностью текучих вод. Этим термином обозначают как процесс переноса, так и совокупность участвующих в нем организмов. Существуют две классификации дрифта, первая - на основе причин его вызывающих (Waters, 1972), вторая — на основе его роли в процессах биологического продуцирования в реках (Богатов 1994). Согласно обеим классификациям наиболее обычным для водотоков является активный дрифт беспозвоночных, самостоятельно поднимающихся в толщу воды и затем опускающихся на дно.

Роль дрифта в речных экосистемах многогранна, активные миграции донных беспозвоночных в толще воды способствуют сохранению оптимальной плотности и максимального разнообразия макрозообентоса, а также реколонизации нарушенных участков русла. Следует подчеркнуть, что дистанции дрифта гидробионтов незначительны, и сообщества на каждом участке русла существуют достаточно автономно (Богатов, 1994). В горных и предгорных водотоках дрифт является реальной кормовой базой молоди лососевых, поскольку на быстром течении донные беспозвоночные населяют, как правило, нижнюю поверхность гальки, трещины между частицами гравия и мало доступны для рыб.

**5.1. Структура дрифта в водотоках разного типа.** Установлено, что в течение весенне-летнего периода в толще воды встречаются практически все обитающие на данном участке русла беспозвоночные. Основу дрифта в камчатских водотоках всех типов составляют хирономиды, присутствующие в толще воды постоянно. Доля хирономид в водотоках разного типа колеблется в пределах 58-90 % общего количества и 14-65 % биомассы мигрантов. Поденки летом являются вторыми по значимости в дрифте после хирономид. В горных и малых предгорных водотоках их доля в дрифте по численности составляет 18-30 % (средняя 22 %), а по массе достигает 17-47 % (средняя 33 %). В крупных предгорных реках доля поденок в дрифте снижается (в среднем 8 % численности и 18 % биомассы), на равнинных участках малых рек они встречаются в

толще воды реже и в меньшем количестве, в "тундровых" водотоках поденки в толще воды, как и в бентосе, единичны.

Мошек, ручейников и веснянок можно отнести к второстепенным мигрантам, поскольку они участвуют в дрефте нерегулярно и относительно немногочисленны. Мошки в дрефте водотоков гор и предгорий составляют в среднем 7 % численности и 9 % биомассы мигрантов. В "лососевых ключах" и равнинных водотоках мошек в дрефте мало - не более 4 % численности и 1 % биомассы, однако в период размножения их количество в толще воды может увеличиваться. Так, на перекате равнинного участка р. Начилова в начале июля разновозрастные мошки *C. curvans* обеспечивали половину общего количества и треть биомассы мигрантов. Доля веснянок в дрефте обычно не более 2 % и только в крупных предгорных реках достигает летом 5-12 % по численности и 14-28 % по массе. При этом массовые миграции зрелых, готовящихся к вылету личинок наблюдались только у вида *T. japonicum* в среднем течении р. Быстрая. Из ручейников активными мигрантами являются *O. unicolor* и *B. americanus* с домиками из растительных частиц. В мае - июне зрелые личинки этих видов - обычный компонент дрефта предгорных рек. Как правило, они встречаются в толще воды единично, обеспечивая благодаря крупным размерам 20-40 % общей биомассы мигрантов, однако в некоторых малых водотоках в пик миграций их доля в дрефте может достигать 11 % по численности и 80 % по массе.

Постоянно и во всех водотоках мигрируют водяные клещи, но их доля в общей численности и, тем более, в биомассе дрефта незначительна. Постоянное присутствие в толще воды моллюсков наблюдалось только в "тундровой" р. Хайковая, подвергавшейся в начале 90-х годов тепловому загрязнению. Прочие донные беспозвоночные встречаются в дрефте спорадически.

## 5.2. Количественные показатели дрефта в водотоках разного типа.

Плотность и биомасса дрефта в водотоках разного типа обусловлены структурой донного населения. В малых горных водотоках, благодаря активным миграциям поденок, средняя плотность и биомасса дрефта в июне-июле достигали 35-36 экз./м<sup>3</sup> и 24-48 мг/м<sup>3</sup>, в крупных горных реках колебались в пределах 20-

29 экз./м<sup>3</sup> и 18-26 мг/м<sup>3</sup>. В малых предгорных водотоках количественные показатели дрефта в июне-июле варьировали в пределах 15-38 экз./м<sup>3</sup> и 16-52 мг/м<sup>3</sup>, в среднем течении крупных предгорных рек - в пределах 14-26 экз./м<sup>3</sup> и 12-30 мг/м<sup>3</sup>. Максимальные значения биомассы дрефта в этих водотоках обусловлены миграциями крупных ручейников *O. unicolor* и *B. americanus*. В низовьях крупной предгорной реки дрефт отличался высокой плотностью и низкой биомассой - в среднем 29 экз./м<sup>3</sup> и 6 мг/м<sup>3</sup>, поскольку в нем, как и в бентосе, количественно преобладали мелкие хирономиды. В "лососевых ключах" дрефт также на 90 % состоит из хирономид, его количественные показатели относительно невелики — в среднем 15 экз./м<sup>3</sup> и 9 мг/м<sup>3</sup>. На равнинных участках малых рек и в "тундровых" водотоках средняя плотность дрефта в июне-июле снижалась, соответственно, до 7-15 экз./м<sup>3</sup> и 2-8 экз./м<sup>3</sup>, а биомасса обычно составляла всего 4-7 мг/м<sup>3</sup> и 0,7-2 мг/м<sup>3</sup>. Закономерный характер обеднения дрефта при изменении типа водотока от истока к устью подтверждается изменением количественных показателей вдоль русла модельной реки. На горном участке р. Начилова плотность и биомасса дрефта в июне-июле составляли 35 экз./м<sup>3</sup> и 24 мг/м<sup>3</sup>, на предгорном - 15 экз./м<sup>3</sup> и 16 мг/м<sup>3</sup>, на равнинном - 10 экз./м<sup>3</sup> и 7 мг/м<sup>3</sup>, на "тундровом" - 7 экз./м<sup>3</sup> и 2 мг/м<sup>3</sup>. На предгорном участке 50 % биомассы мигрантов обеспечивали немногие ручейники *O. unicolor* и *B. americanus*.

**5.3. Сезонная динамика дрефта.** Дрефт в камчатских водотоках имеет четко выраженную сезонную периодичность, обычную для географических областей со сменой времен года и обусловленную закономерным изменением миграционной активности беспозвоночных в ходе их жизненных циклов.

Как показали круглогодичные наблюдения в водотоках разного типа, плотность дрефта в октябре-марте минимальна - в среднем 4 экз./м<sup>3</sup>, а в весенне-летний период широко варьирует в зависимости от состава мигрантов в отдельных водотоках и от даты к дате. Однако при всей динамичности дрефта определенные тенденции его динамики в весенне-летний период все же прослеживаются. В апреле происходит резкое увеличение миграционной активности многих видов донных беспозвоночных, и плотность дрефта достигает, в за-

висимости от видового состава, 10-69 экз./м<sup>3</sup> и в среднем для всех обследованных водотоков составляет 30 экз./м<sup>3</sup>. В мае количество мигрантов в толще воды в среднем остается высоким - 32 экз./м<sup>3</sup> (пределы 10-65 экз./м<sup>3</sup>), а в июне-июле снижается до 20 экз./м<sup>3</sup> (3-52 экз./м<sup>3</sup>). В августе-начале сентября наблюдается второй небольшой пик дрефта - 24 экз./м<sup>3</sup> (8-47 экз./м<sup>3</sup>), но уже во второй половине сентября его плотность снижается до осенне-зимнего минимума. Увеличение плотности дрефта в конце лета обусловлено массовым миграциям некоторых видов хирономид, готовящихся к вылету весенних генераций.

Сезонная динамика биомассы дрефта зависит не только от численности мигрантов, но и от их видового и возрастного состава. Во всех водотоках биомасса минимальна (2-4 мг/м<sup>3</sup>) в октябре-марте, максимальна - с середины апреля до начала июля, когда в дрефте преобладают зрелые, готовящиеся к вылету, личинки перезимовавших генераций амфибиотических насекомых. В этот период в водотоках, где большинство мигрантов составляют хирономиды, биомасса дрефта обычно варьирует в пределах 10-20 мг/м<sup>3</sup>. В предгорных реках, благодаря относительному обилию в толще воды крупных веснянок, поденок и ручейников, этот показатель значительно выше - от 10 до 43 мг/м<sup>3</sup>. В р. Ключевка во время активных миграций зрелых ручейников *O. unicolor* и *B. americanus* биомасса дрефта достигала в отдельные даты 140-180 мг/м<sup>3</sup>. Во второй половине лета количество мигрантов даже в одном водотоке широко варьирует, но, поскольку в толще воды преобладает молодь новых генераций, биомасса дрефта обычно колеблется в пределах 5-17 мг/м<sup>3</sup>.

В период активных весенне-летних миграций амфибиотических насекомых состав дрефта меняется в соответствии со сроками вылета отдельных видов. Эта закономерность наглядно проявляется в смене доминантов. Например, в р. Паратунка из года в год массовый дрефт начинают зрелые личинки и предкуколки перезимовавших генераций хирономид *O. obumbratus* (конец марта - апрель) и *D. cultriger* (середина апреля - май). С конца мая до августа в толще воды доминируют разновозрастные личинки *M. gr. praecox*, кроме них в июне относительно обильны зрелые личинки *O. (E.) saxosus*, в июле - предкуколки *R.*

*spiniornis*. Завершают массовый дрейф миграции предкулолок весенних генераций *O. obumbratus* (август) и *D. cultriger* (конец августа - начало сентября).

Влияние половодья на дрейф донных беспозвоночных в крупной предгорной р. Паратунка в течение трех смежных лет (1984-1986 гг.) установить не удалось. Сохранение суточной динамики дрейфа в половодье свидетельствовало о незначительной доле пассивных мигрантов, смытых со дна потоком ( $V_{\max}$  2,14 м/с); в летнюю межень плотность дрейфа ночью в 1,5-4 раза превышала дневную, в половодье - в 1,5-3 раза.

Поскольку сезонная динамика дрейфа обусловлена закономерными биологическими процессами в популяциях амфибиотических насекомых, ее общая тенденция сохраняется из года в год - численность и биомасса возрастают с началом активных миграций зрелых личинок и достигают максимума во второй половине мая - начале июня перед массовым вылетом большинства видов. В годы с температурным режимом близким к среднегодовому сроки наступления весеннего максимума дрейфа смещаются незначительно - на 7-10 дней. За 12 лет наблюдений существенные отклонения происходили дважды и были связаны с температурными аномалиями. После суровой затяжной зимы 1983-1984 гг. массовые миграции в р. Паратунка начались на 2 недели позже, чем в 1985 и 1986 гг., причем численность мигрантов в апреле-июле была на порядок меньше. Весной 1996 г. среднесуточные значения температуры воды в р. Плотникова достигли 4 °С на месяц раньше среднегодовой даты, что ускорило на 3 недели массовые миграции и вылет амфибиотических насекомых.

Рассматривая дрейф как кормовую базу, следует учитывать, что не все мигрирующие в толще воды крупные донные беспозвоночные доступны для молоди лососей. Анализ обширного материала по питанию показал, что личинки ручейников *O. unicolor*, *B. americanus* и веснянок сем. Perlodidae крупнее 15-17 мм, а также моллюски с диаметром раковины более 4 мм не встречаются в желудках молоди, даже у двухгодовиков кижуча и чавычи. Судя по размерному составу мигрантов весь дрейф горных водотоков, "лососевых ключей" и большинства равнинных водотоков можно считать "кормовым", тогда как в пред-

горных водотоках в весенне-летний период биомасса "кормового" дрефта составляет 60-80 % от общей.

**5.4. Суточная динамика дрефта.** Активные миграции донных беспозвоночных являются эндогенной поведенческой реакцией и характеризуются суточной динамикой с периодом в 24 часа. Наиболее распространен ночной тип миграционной активности, т.е. быстрое повышение интенсивности миграций с наступлением темноты и возврат к дневному уровню на рассвете. Внешним фактором, инициирующим и синхронизирующим дрефт ночных мигрантов, является освещенность. По литературным данным ночная активность свойственна практически всем видам поденок, веснянок, мошек и большинству ручейников, дневная - водяным клещам и некоторым ручейникам, у хирономид активность не приурочена к какому-либо времени суток. Сложившееся мнение об отсутствии выраженного суточного ритма дрефта у хирономид связано с тем, что это семейство рассматривалось в целом, тогда как тип миграционной активности - видовая особенность.

Анализ суточной динамики дрефта отдельных видов показал, что в камчатских водотоках все поденки, веснянки, ручейники, мошки и большинство хирономид проявляют ночную активность. Пять видов хирономид - дневные мигранты, из них два - *D. gr. insignipes* и *P. orientalis* в некоторых водотоках являются массовыми и в отдельные периоды могут нивелировать и даже определять общую картину дрефта. Установлено, что тип суточной активности личинок данного вида не зависит от их возраста и времени года.

Сезонные особенности суточной динамики дрефта исследовали в предгорной р. Паратунка и ее притоке р. Микижа. Для наглядности количество беспозвоночных, мигрировавших в разное время суток, выражено в процентах от общего (рис. 6). В этих водотоках большинству мигрантов присущ ночной тип активности и общий дрефт характеризовался постоянством суточной динамики с максимумом в период темноты. Поскольку для ночных мигрантов стимулом является снижение освещенности ниже порогового уровня, максимум дрефта в обоих водотоках в весенне-летний период наблюдался позже ( $24^{\text{00}}-3^{\text{00}}$ ), чем в

осенне-зимний ( $21^{\circ\circ}$ - $24^{\circ\circ}$ ). Следует отметить, что молодь лососей, идентифицирующая кормовые объекты с помощью зрения, активно питается дрейфом днем, в утренние и вечерние сумерки, наиболее интенсивный ночной дрейф доступен ей только при ярком лунном освещении.

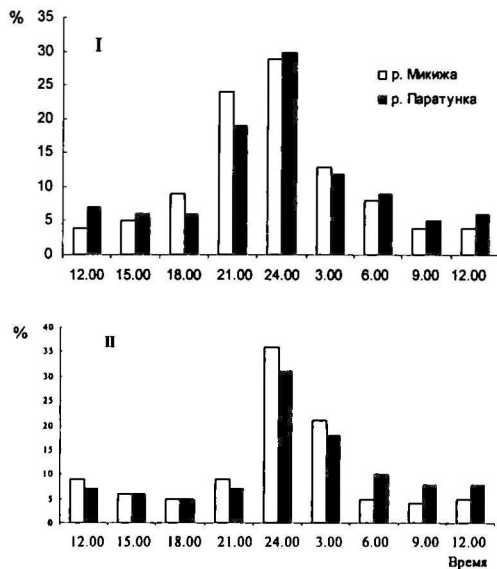


Рис. 6. Сезонные изменения суточной динамики дрейфа (I - осенне-зимний период, II - весенне-летний период).

## ГЛАВА 6. РОЛЬ БЕНТОСА И ДРИФТА В ПИТАНИИ МОЛОДИ ЛОСОСЕЙ

В камчатских водотоках, где зоопланктон отсутствует, а быстрое течение и плотные каменисто-галечные грунты ограничивают доступность макрозообентоса, дрейф донных беспозвоночных является важнейшим источником питания молоди лососей. Об этом свидетельствует сходство спектров и ритмов питания рыб со структурой и динамикой дрейфа как в течение суток, так и в сезонном аспекте. Считается, что само территориальное поведение лососевых - это конкуренция за микробиотопы, удобные для питания дрейфом, от обилия которого зависят площади индивидуальных кормовых территорий и, в конеч-

ном счете, плотность пестряток в реках (Elliott, 1990; Grant et al., 1998; Keeley, McPhail, 1998). Решение вопроса, как молодь питается донными организмами - со дна или в толще воды, имеет значение не только для понимания ее экологии, но позволяет выяснить какую часть кормовых ресурсов рек следует считать реальной кормовой базой лососевых.

**6.1. Сезонные изменения питания и пищевого поведения молоди кижуча.** Обширный материал, собранный нами в водотоках бассейна р. Большая, свидетельствует о значительном сходстве питания молоди кеты, нерки, чавычи и кижуча в период речного нагула. Выбор молоди кижуча в качестве объекта исследования сезонной динамики питания, объясняется ее относительно большой численностью и длительным пресноводным периодом жизни. Выбор "лососевого ключа" Карымайский (бассейн р. Быстрая) местом этих исследований связан с тем, что плотность заселения его молодью остается высокой в течение всего года.

С октября по апрель молодь питалась слабо - средние показатели накормленности колебались в пределах 30-67 ‰, доля рыб с пустыми желудками - в пределах 20-35 %. За первые две недели апреля накормленность рыб увеличилась вдвое (пустых 10 %), затем быстро нарастала и летом составляла в среднем 235-249 ‰ (пустых желудков нет). Снижение интенсивности питания началось в сентябре (177 ‰, 4 %), к середине октября накормленность рыб уменьшилась в 2,5 раза (пустых 35 %). Хотя в ключе с грунтовым питанием годовая амплитуда температуры воды невелика, скачкообразные «сдвиги» интенсивности питания молоди в октябре и апреле, очевидно, были связаны с переходом среднесуточных температур через 4 °C.

В кл. Карымайский плотность и биомасса бентоса в течение года изменялись незначительно, в среднем за осенне-зимний период (октябрь-март) эти показатели были всего в 1,5 и 1,2 раза ниже, чем за весенне-летний. В отличие от бентоса, дрейф донных беспозвоночных характеризовался выраженной сезонной динамикой. В весенне-летний период его плотность колебалась в пределах 10-24 экз./м<sup>3</sup>, в осенне-зимний была постоянно низкой (2-6 экз./м<sup>3</sup>). Сравнивая



сезонную динамику питания молоди кижуча с количественными показателями бентоса и дрейфа в ключе, можно предположить, что в течение года обилие донного населения не являлось лимитирующим фактором, в осенне-зимний период снижалась только доступность донных беспозвоночных для рыб.

Основным кормом разновозрастной молоди в "лососевом ключе", как и в водотоках других типов, были хирономиды, доминировавшие в бентосе и дрейфе, причем в период их размножения (март-октябрь) молодь охотно питалась не только личинками, но также куколками и имаго. Кроме хирономид, только крупные поденки в июне составляли около 20 % пищевых объектов. Краткий период активного питания поденками совпал с дрейфом зрелых личинок и нимф трех более или менее многочисленных в ключе видов. Прочие донные беспозвоночные, в том числе относительно обильные на перекатах ручейники *A. zonella*, существенного значения в питании молоди кижуча не имели.

Хотя различить организмы из дрейфа или бентоса в желудках рыб невозможно, показательно, что в 11 из 13 суточных серий вид, доминировавший в дрейфе, преобладал и в питании молоди, совпадение с бентосом наблюдалось в 3 сериях. Коэффициенты корреляции "питание-дрейф", за исключением двух дат, колебались в пределах 0,57-0,98 ( $P = 0,05$  и  $0,01$ ,  $t_r = 0,56$  и  $0,70$ ), коэффициенты корреляции "питание-бентос" в весенне-летний период составляли 0,07-0,53, в осенне-зимний увеличивались до 0,61-0,95. Связь питания с дрейфом была достоверна в течение всего года, с бентосом - только в осенне-зимний период, когда из-за сокращения дрейфа малькам приходится чаще брать пищу с заиленных участков дна. Косвенным подтверждением питания со дна зимой служит появление в желудках рыб детрита (у некоторых до 65 % массы пищи).

Таким образом, изменение доступности кормовых объектов в течение года, обусловленное динамикой жизненных циклов амфибионтов, отражается на пищевом поведении молоди лососей. В весенне-летний период при интенсивном дрейфе личинок и массовом вылете имаго молодь предпочитает подвижные кормовые объекты в толще воды и на границе "вода-воздух". Поздней осенью и зимой мальки питаются слабо и вынуждены чаще искать корм на дне.

**6.2. Суточная динамика питания молоди кижуча.** Пищевая активность рыб в течение суток связана с изменением обилия доступных кормовых объектов, причем питание куколками и имаго следует рассматривать как единый процесс, поскольку и тех и других молодь захватывает, поднимаясь к поверхности воды. Во время метаморфоза куколки всплывают со дна и 1-1,5 минуты неподвижно дрейфуют, пока идет вылупление имаго. Как показал анализ содержимого желудков кижуча в ключе, куколки, заглоченные во время метаморфоза, составляют примерно 70 % их общего количества, причем связь потребления куколок с дрейфом в целом или с дрейфом самих куколок отсутствует. В весенне-летний период свежезаглоченные кормовые объекты встречаются в желудках круглые сутки, следовательно, молодь питается постоянно и чередование нескольких пиков и спадов жора не согласуется ни с динамикой дрейфа, ни с вылетом имаго, ни с суточным ходом температуры воды (табл.2).

Таблица 2

Связь суточной динамики питания сеголеток кижуча с дрейфом донных беспозвоночных, вылетом имаго и температурой воды

Показатели	$r_a$	$\chi^2$
Общее количество пищевых объектов в желудках — дрейф	0,27	2,39
Общее количество пищевых объектов в желудках — температура воды	0,22	3,20
Количество личинок донных беспозвоночных в желудках — дрейф	0,55	20,50
Количество личинок донных беспозвоночных в желудках — температура воды	0,30	0,06
Количество куколок и имаго в желудках — вылет насекомых	0,66	15,04
Количество куколок и имаго в желудках — температура воды	0,11	0,70

Примечание:  $r_a$  - коэффициент ассоциации Юла, при  $P = 0,01$ ,  $\chi^2_{st} = 10,8$

Зная, что молодь добывает пищу и в толще воды и на границе "вода-воздух", целесообразно рассматривать потребление отдельных видов жертв в зависимости от их поведения. Этот прием позволил установить, что изменение количе-

ства куколок и имаго в желудках рыб связано с суточной динамикой вылета насекомых, а личинок донных беспозвоночных - с суточной динамикой дрейфа. Причем суточный ритм питания дрейфом в каждую дату зависит от состава массовых мигрантов. Обычно в толще воды ключа количественно преобладали ночные мигранты, и максимальное потребление личинок приходилось на темное время суток ( $24^{\text{00}}$ - $3^{\text{00}}$ ). Однако, в периоды массовых миграций хирономид *D. gr. insignipes* и *P. orientalis* с дневным типом активности пик потребления личинок смещался на дневные часы ( $12^{\text{00}}$ - $15^{\text{00}}$ ).

Количественный анализ связи содержимого желудков рыб с суточной и сезонной динамикой дрейфа, а также с обилием бентоса, убедительно показал, что молодь лососей предпочитает питаться донными беспозвоночными во время их миграций в толще воды. Исходя из представления о кормовой базе, как о доступной части кормовых ресурсов (Боруцкий, 1960), можно утверждать, что в камчатских водотоках обилие бентоса дает представление о кормовых ресурсах, а обилие дрейфа - о кормовой базе молоди лососей.

## ГЛАВА 7. ИЗМЕНЕНИЕ СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

До настоящего времени особенности распределения и хозяйственной деятельности населения Камчатки обеспечивали сохранность лососевых рек в их первозданном состоянии. Последние 10 лет в связи с развитием горнодобывающей отрасли и энергетики возникли мощные очаги антропогенного воздействия на наиболее ценные нерестово-выростные водотоки лососевых, причем в перспективе их количество будет увеличиваться. Поскольку популяции тихоокеанских лососей, характеризующиеся значительной естественной временной вариабельностью численности, не могут быть использованы для экспресс-мониторинга (Ham, Pearsons, 2000), основным объектом его служит макрозообентос, отличающийся обилием, биотопической приуроченностью и длительными жизненными циклами большинства видов. «Донные беспозвоночные вследствие эффекта кумуляции чувствительны даже к слабым изменениям среды, кроме того, постоянно присутствуя в водоеме, они реагируют на кратко-

временные «залповые» сбросы загрязняющих веществ, которые при физических и химических методах контроля, рассчитанных на дискретный во времени отбор проб, могут остаться не учтенными» (Баканов, 2000). Соответственно изменения структуры и обилия сообществ макрозообентоса, выходящие за пределы естественных флуктуаций и создающие угрозу деградации, являются надежным показателем степени экологического неблагополучия водоемов.

**7.1. Методика проведения биомониторинга в реках Камчатки.** Отправным моментом проведения импактного биомониторинга является определение "фоновое", т.е. исходного, состояния бентофауны в данном водотоке. В идеале «фоновые» исследования проводятся на этапе проектирования хозяйственного объекта, однако, обычно мониторинг ограничен зоной воздействия уже функционирующего объекта. В такой ситуации единственным способом оценки изменений бентофауны является сравнение ее с «региональным фоном», в качестве которого предлагаются типовые характеристики выделенных нами сообществ камчатского макрозообентоса.

Особенности бентофауны и трофического статуса камчатских водотоков ограничивают возможность применения рекомендованных ГОСТом индексов Вудивиса, Пареле и Балушкиной, разработанных для рек европейской части. Опыт проведения мониторинга на реках региона показал, что для адекватной оценки техногенных изменений сообществ макрозообентоса целесообразно использовать комплекс показателей: индексы ЕРТ, т.е. индикаторной группы поденок, веснянок и ручейников, коэффициенты снижения биоразнообразия и численности (Методика оценки вреда..., 2000), а также индексы общности таксонов и доминант (Lenat, 1994).

**7.2. Реакция макрозообентоса на увеличение твердого стока.** Увеличение мутности воды и отложение мелкофракционных осадков на дне лососевых водотоков происходит при любых видах хозяйственной деятельности на территории их водосборов. Максимальное количество минеральных взвесей поступает в водотоки на этапах геологоразведки и строительства, после обустройства объектов многократное увеличение твердого стока продолжается в ре-

зультате переполнения илоотстойников, эксплуатации грунтовых дорог, неэффективных противозрозионных мероприятий. В горных и предгорных водотоках с быстрым течением шлейфы мутности и ухудшение качества донного грунта наблюдаются на расстоянии десятков километров от источника загрязнения. Техногенное увеличение мутности и мелкофракционных осадков угнетающе действует на литореофильный бентос, а при многократном и длительном превышении естественного уровня, приводит к полной деградации донного населения, причем первыми реагируют веснянки, поденки, ручейники и мошки.

Влияние техногенных взвесей на сообщества макрозообентоса малых горных рек охарактеризовали на примере р. Ага, впадающей в 10 км ниже добывающего предприятия в р. Копылье. После ввода в строй илоотстойников количество минеральной взвеси в реке в летнюю межень превышало ПДК<sub>р/х</sub> в районе разработок в 15, в приустьевом участке в 5 раз. На участке русла, примыкающем к месторождению, бентос практически деградировал, видовое разнообразие и число видов ЕРТ снизились относительно "фона" в 3,5 и 5 раз, индекс ЕРТ и количественные показатели - на порядок (табл. 3).

Таблица 3

Ухудшение состояния макрозообентоса в р. Ага (1 - "фон", 2 - воздействие).

Показатели	р. Ага				р. Копылье ниже устья р. Ага	
	район разработок		10 км ниже разработок			
	1	2	1	2	1	2
Количество семейств	25	6	18	12	20	16
Количество видов	54	15	40	28	52	37
Количество видов ЕРТ	10	2	11	6	14	10
Индекс ЕРТ	0,3	0,01	0,2	0,02	0,3	0,04
Численность, тыс.экз./м <sup>2</sup>	18,6	1,4	13,3	8,9	38,6	37,9
Биомасса, г/м <sup>2</sup>	59,10	1,14	23,96	7,29	51,57	19,88
Индекс общности таксонов	0,18		0,46		0,71	
Индекс общности доминант	0,15		0,37		0,54	

В приустьевом участке реки изменения макрозообентоса менее резки, но увеличение мелкофракционных осадков на дне привело к полному исчезновению мошек и росту численности мелких олигохет-энхитреид. Согласно крите-

рия индексов общности таксонов и общности доминант техногенное воздействие на бентофауну р. Ага в районе разработок можно оценить как "тяжелое", в приустьевом участке - как "среднее". В р. Копылье ниже устья притока наблюдается шлейф мутности, содержание минеральных взвесей в нем во время дождей увеличивается в 5 раз. На этом участке р. Копылье бентос отличается от «фона» сокращением разнообразия и, особенно, индекса ЕРТ, его численность, благодаря обилию мелких энхитреид и ортокладиин, остается высокой, а биомасса снижается в 2,5 раза за счет убыли крупных личинок ЕРТ. Судя по индексам общности таксонов и общности доминант бентофауна р. Копылье ниже впадения мутного притока испытывает «слабое» техногенное воздействие.

Пагубное влияние техногенных взвесей на макрозообентос горных и предгорных водотоков закономерно, поскольку преобладающие в сообществах литореофилы адаптированы к обитанию на каменисто-галечных грунтах и негативно реагируют на их "заиление". Как показали исследования на галечном перекате малой предгорной реки, при накоплении мелких фракций в грунте сокращение его "среднего диаметра" на каждые 0,1 мм сопровождалось снижением численности и биомассы бентоса на 300 экз./м<sup>2</sup> и 0,5 г/м<sup>2</sup>, соответственно.

**7.3. Реакция на макрозообентоса на изменение водности потока.** Существенные изменения водности малых лососевых водотоков происходят при строительстве ГЭС и на рудных месторождениях, если сток геологоразведочных и производственных штолен превосходит речной.

Строительство каскада малых ГЭС в верховьях р. Толмачева, изменило гидрологический режим не только самой реки, но и ручья Ключевой, принимающего речные воды, прошедшие через ГЭС. На участке реки между нижней плотиной и устьем этого ручья наблюдается не только снижение водности, но значительные кратковременные перепады расходов во время работы агрегатов. За 8 лет строительства и эксплуатации каскада ГЭС видовое разнообразие бентоса сократилось вдвое, особенно остро отреагировала на обмеление реки индикаторная группа ЕРТ. Из 13 видов ЕРТ, обитавших в верховьях реки, осталось 3, что привело к снижению индекса ЕРТ с 0,4 до 0,03. Состав хирономид

менялся постепенно, но к концу наблюдений произошла явная смена доминант – литореофилы *P. orientalis* и *E. gr. gracei* уступили толерантным *T. gr. bavarica* и *M. gr. praecox*. Сформировавшееся в обмелевшей реке сообщество отличается от исходного по составу (общность таксонов 0,54) и, особенно, по структуре (общность доминант 0,27). Эти изменения закономерно отразились на количественных показателях сообщества, его численность и биомасса исходно составляли 20 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 27 г/м<sup>2</sup>, через 10 месяцев после прекращения стока из озера снизились до 15 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 21 г/м<sup>2</sup>, через 8 лет – до 7 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 4 г/м<sup>2</sup>.

Ручей Ключевой до начала воздействия был типичным "лососевым ключом" с мощными родниками, стабильным температурным и уровневым режимом. С вводом в строй нижней ГЭС (расход 8-18 м<sup>3</sup>/с) увеличение водности и значительные периодические колебания уровня и скорости потока негативно отразились на состоянии донного сообщества ниже водосброса; количество таксонов сократилось на 38 %, общая численность и биомасса – в 4 раза.

#### **7.4. Влияние разработки россыпного месторождения на бентофауну.**

Освоение россыпных месторождений оказывает губительное прямое и косвенное воздействие на речные экосистемы. На р. Левтыриниваям (бассейн р. Вывенка) с 1995 по 2004 гг. полностью разрушены 8 км русла. До разработок на этом участке обитали 86 таксонов донных беспозвоночных, по разнообразию и обилию доминировали обычные для горных водотоков хирономиды, поденки и веснянки, количественные показатели сообщества колебались в пределах 10-24 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 8-25 г/м<sup>2</sup>.

С 1997 по 2004 гг. протяженность руслоотводного канала увеличилась с 1 до 6 км. Поскольку условия обитания в канале неблагоприятны из-за мутности воды, преобладания илисто-песчаных грунтов и периодических реконструкций, заселение его донными беспозвоночными шло медленно. Всего в руслоотводе обнаружено менее половины таксонов, обитавших на разрушенном участке речного русла, первые два года численность бентоса в канале была в 2 раза, а биомасса – в 4 раза меньше, чем в реке, в 2002 г. – на 40 % ниже "фона".

Масштабное нарушение естественного залегания пород привело к сокращению поверхностного и подземного стока и, соответственно, к уменьшению водности реки на пятикилометровом участке русла ниже разработок. Кроме того, с территории месторождения в нижнее течение реки поступает избыток минеральных взвесей, только в результате русловых деформаций руслоотвода - 200 тыс. м<sup>3</sup>. Ухудшение среды обитания повлияло на бентофауну нижнего течения реки. В 2004 г. на контрольном участке русла видовой состав бентоса был близок к исходному, но индекс ЕРТ сократился с 0,3 до 0,1, а общая численность и биомасса донных беспозвоночных снизились в 3 раза.

**7.5. Реакция макрозообентоса на закисление водотоков.** Влияние низких значений pH воды на бентос исследовали на территории Озерновского рудного поля. Естественная ацидификация руч. Кислый за счет разгрузки в него подземных вод с pH 3,0-3,5 дополняется стоком заброшенной штольни (pH 3,0). Хотя максимум кислотного подземного стока приходится на верховья, в нижнем течении ручей остается мезоацидным водотоком с сублетальными значениями pH 4,7-4,8. В августе 1997, 1998, 2006 гг. на этом участке русла встречались единичные планарии, олигохеты-энхитреиды, нематоды, водяные клещи, двукрылые-эмпидиды и личинки 5 видов хирономид, численность и биомасса бентоса колебались в пределах 0,3-0,6 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 0,03-0,27 г/м<sup>2</sup>. Толерантными к закислению можно считать только хирономид *D. steinboeckii*, поскольку в мезоацидном ручье встречались не только разновозрастные личинки, но и куколки этого вида. Присутствие в руч. Кислый ранней молодежи прочих хирономид и эмпидид, очевидно, объяснялось роением имаго, вылетевших из соседнего руч. Конгломератовый. В его среднем течении (pH 8,3) обнаружено 52 таксона донных беспозвоночных, из них количественно преобладали хирономиды, поденки и планарии, численность и биомасса бентоса составляли 17-18 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 12-19 г/м<sup>2</sup>, а ниже устья руч. Кислый наблюдалось закономерное изменение бентоса вдоль градиента pH. В непосредственной близости от кислого притока при pH 5,2-5,8 на дне руч. Конгломератовый обнаружены только планарии, энхитреиды, личинки 1 вида мокрецов и 7 видов хирономид, численность



и биомасса которых не превышали 1 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 1,1 г/м<sup>2</sup>. По мере разбавления кислого стока разнообразие и обилие бентоса восстанавливались. При pH 6,7 появились единичные поденки, веснянки, ручейники и мошки, численность и биомасса бентоса увеличились до 4 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 4,5 г/м<sup>2</sup>. На границе зоны закисления при pH 7,2 обнаружено 28 таксонов, их численность и биомасса составляли 9 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 13 г/м<sup>2</sup>.

### ВЫВОДЫ.

1. В водотоках Камчатки обнаружены 264 таксона амфибиотических насекомых (146 хирономид, 16 мошек, 33 прочих двукрылых, 26 поденок, 15 веснянок, 20 ручейников, 6 жуков, по одному сетчатокрылых и стрекоз), 5 видов планарий, 6 - ракообразных, 2 - пиявок, олигохеты (6 семейств), моллюски (5 семейств), а также водяные клещи, нематоды, мермитиды и волосатики. Впервые найдены ракообразные древнего отряда *Bathynellacea*, что значительно расширило границы их распространения на север.

2. В камчатских водотоках разного типа 75 % массовых, обычных и наиболее значимых второстепенных видов, составляющих основу донного населения, относятся к литореофильному комплексу.

3. В водотоках одного гидролого-морфологического типа, встречающихся в бассейнах одной или нескольких рек, сходство условий обитания обуславливает общность видового состава и структурных характеристик донного населения.

4. Бентофауна 78 камчатских водотоков достоверно разделяется на 7 типов сообществ: 1 - население реокренов, 2 - население холодноводных малых горных водотоков, 3 - население умеренно холодноводных малых горных и предгорных водотоков, 4 - население крупных горных рек, 5 - население крупных предгорных рек, 6 - население «лососевых ключей» и родников и 7 - население малых равнинных водотоков.

5. Для литореофилов определяющим фактором является размерный состав грунта и его стабильность. Снижение уклона, скорости течения и среднего диаметра частиц грунта приводит к обеднению литореофильного бентоса и час-

тичной замене его псаммо- и пелофилами. Эта закономерность прослеживается как в масштабе структурной единицы плес-перекат, так и в масштабе реки и речного бассейна. В горных водотоках обилие крупных литореофилов обеспечивает высокую биомассу бентоса - в среднем 20-30 г/м<sup>2</sup>, снижение их доли в сообществах предгорных и равнинных рек сопровождается уменьшением средней биомассы в 2 и 3 раза.

6. Состав и обилие дрефта в водотоках разного типа обусловлены структурой сообществ донного населения. В горных и предгорных водотоках в июне-июле плотность дрефта колебалась в пределах 20-36 и 13-38 экз./м<sup>3</sup>, на равнинных участках малых рек составляла 7-15 экз./м<sup>3</sup>, в "тундровых" водотоках снижалась до 2-8 экз./м<sup>3</sup>.

7. В камчатских водотоках, где быстрое течение и плотные каменисто-галечные грунты ограничивают доступность макрозообентоса, молодь лососевых предпочитает питаться донными беспозвоночными, мигрирующими в толще воды. Связь питания с дрефтом достоверна в течение всего года, а с бентосом - только в осенне-зимний период, когда из-за сокращения интенсивности дрефта малькам чаще приходится брать пищу с заиленных участков дна.

8. Разные типы техногенного воздействия на экосистемы лососевых водотоков вызывают обеднение видового состава и снижение количественных характеристик макрозообентоса. В состав индикаторной группы организмов, наименее толерантных к изменению качества среды на начальных этапах воздействия, входят поденки, веснянки, ручейники и мошки.

9. Поскольку в большинстве случаев проведение гидробиологического мониторинга состояния водотоков ограничено зоной антропогенного воздействия, предлагается использовать типовые характеристики выделенных сообществ камчатского макрозообентоса в качестве "регионального фона".

### **Основные публикации по теме диссертации**

#### **Статьи в журналах, рекомендованных ВАК:**

1. Чебанова В.В. Роль мигрирующих беспозвоночных в питании молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) (Salmonidae) в кл. Карымайский

- (бассейн р. Большая, западная Камчатка) // Вопр. ихтиол. 1983. Т. 23. № 6. С. 961-968.
2. Чебанова В.В. Особенности активного дрейфа хирономид // Гидробиол. журн. 1984. Т. 20. Вып. 6. С. 14-20.
  3. Чебанова В.В. Динамика дрейфа беспозвоночных в лососевых реках разного типа (юго-восток Камчатки) // Гидробиол. журн. 1992. Т. 28. № 4. С. 31-39.
  4. Смирнов Б.П., Чебанова В.В., Введенская Т.Л. Адаптация заводской молодежи кеты *Oncorhynchus keta* и чавычи *O. tshawytscha* к питанию в естественной среде и влияние голодания на физиологическое состояние молодежи // Вопр. ихтиол. 1993. Т. 33. № 5 С. 637-643.
  5. Леман В.Н., Чебанова В.В. О факте массовых миграций сеголеток чавычи в эстуарии р. Большой (Западная Камчатка) // Вопр. рыболовства. 2000. Т.1. № 2-3. Ч. II. С. 34-36.
  6. Леман В.Н., Чебанова В.В. Новые сведения об экологии молодежи западно-камчатской чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* в речной и эстуарный периоды жизни // Вопр. ихтиол. 2005. Т. 45. № 3. С. 395-404.
  7. Леман В.Н., Чебанова В.В. Реакция литофильного зообентоса на изменение гранулометрического состава грунта в метаритрали малой предгорной реки (юго-запад Камчатки) // Экология. 2005. № 2. С. 120-125.

**Статьи в научных трудах и сборниках:**

8. Чебанова В.В. Продукция ручейника *Apatania zonella* Zett. (Trichoptera) в кл. Карымайский на западном побережье Камчатки // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. 1981. С. 67-72.
9. Чебанова В.В., Николаева Е.Т. Бентос ключа Карымайского (Юго-Западная Камчатка) // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. 1981. С. 38-43.
10. Чебанова В.В. Продукция двух массовых видов хирономид *Pseudodiamesa nivosa* Goetgh. и *Diamesa zernyi* Edw. (Diptera,

- Chironomidae) в ключе Карымайском (Западная Камчатка) // Биология пресноводных животных Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. 1982. С. 108-114.
11. Леман В.Н., Упрямов В.Е., Чебанова В.В. Экологические проблемы добычи россыпного и рудного золота в бассейнах лососевых нерестовых рек Камчатки // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки. Ред. В.И. Карпенко Петропавловск-Камчатский: «Камчатский печатный двор» 2000. С. 49-60
  12. Чебанова В.В. Кормовая база молоди лососей в бассейнах рек Большая и Паратунка (Камчатка) // Тр. ВНИРО. 2002. Т. 141. С. 229-239.
  13. Чебанова В.В. О значении бентоса и дрефта донных беспозвоночных в питании молоди лососей. //Сб. науч. тр. КамчатНИРО. 2002. Вып. 6. С. 260-271.
  14. Леман В.Н., Чебанова В.В. Возможности повышения эффективности искусственного разведения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и экология заводской молоди в бассейне реки Большая (Западная Камчатка) // Тр. ВНИРО. 2002. Т. 141. С. 215-228.
  15. Чебанова В.В., Улатов А.В., Леман В.Н., Голобокова В.Н. Видовой состав и структура макрозообентоса водотоков в районе Мутновского месторождения парагидротерм (вулкан Мутновский, юго-восточная Камчатка) //Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука. 2003. С. 81-90.
  16. Чебанова В.В. Сообщества хирономид в горных водотоках Камчатки и Корякии // Новые данные по хирономидологии. ред. Н.А. Шобанов. Борок: ИБВВ РАН. 2003. С.42-50.
  17. Чебанова В.В. Состав и структура сообществ амфибиотических насекомых малых горных рек Камчатки и Корякии // Фауна, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических насекомых России. Воронеж: ВГУ 2004. С. 233-243.

18. Чебанова В.В. Сведения о видовом и экологическом разнообразии мошек (Diptera: Simuliidae) в реках Камчатки и Корякии // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. 2004. Вып. 5. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 104-107.
19. Чебанова В.В., Улатов А.В., Леман В.Н. Сравнительная характеристика бентоса, дрефта и обилия молоди лососевых в водотоках различного типа, относящихся к бассейну р. Кихчик (Западная Камчатка) // Сб. науч. тр. КамчатНИРО. 2004. Вып. 7. С. 122-130.
20. Леман В.Н., Лошкарева А.А., Чебанова В.В., Логачев А.Р. Состояние среды обитания лососевых рыб в условиях природной геохимической аномалии (бассейн р. Ича) // Сб. науч. тр. КамчатНИРО. 2004. Вып. 7. С. 131-141.
21. Леман В.Н., Есин Е.В., Чалов С.Р., Чебанова В.В. Продольное зонирование малой лососевой реки по характеру русловых процессов, макрозообентосу и ихтиофауне // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука. 2005. С. 18-35.
22. Чалов С.Р., Чебанова В.В., Леман В.Н., Песков К.А. Техногенные изменения русла малой лососевой реки и их влияние на сообщество макрозообентоса и лососевых рыб (юго-восточные отроги Корякского нагорья) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука. 2005. С. 36-48.
23. Leman V.N., Chebanova V.V. New Data on Ecology of Juveniles of the Western Kamchatka King Salmon *Oncorhynchus tshawytscha* in the Riverine and Estuarine Life Periods // Journal of Ichthyology 2005. V. 45. № 4. P. 318-327.
24. Leman V.N., Chebanova V.V. Response of Lithophilic Zoobenthos to Changes in the Granulometric Composition of Grounds in the Metarhithral Zone of a Small River in the Foothills of Southwestern Kamchatka // Russian Journal of Ecology. 2005. V. 36. 2. P. 103-108.

25. Чебанова В.В. Концепция биомониторинга антропогенного воздействия на лососевые реки Камчатки // «Доклады отчетной сессии ФГУП «ВНИРО» 19-21 марта 2008». М.: Изд. ВНИРО. 2008. С. 98-109.
  26. Чебанова В.В., Есин Е.В. Применение метода общей дискриминации для анализа связи структуры сообществ макрозообентоса с типами водотоков // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 4. Владивосток: Дальнаука. 2008. С. 16-24.
- Материалы и тезисы докладов на научных конференциях:**
27. Чебанова В.В. Продукция массовых видов зообентоса в кл. Карымайском (Камчатка) и степень ее использования молодью лососей // Тез. докл. XIV Тихоокеанского научного конгресса. Хабаровск. М. 1979. С 25-27.
  28. Чебанова В.В. Связь интенсивности дрейфа и плотности популяций у некоторых массовых видов хирономид в ключе Карымайском (Камчатка) // Материалы IV съезда ВГБО: тез. докл. Т. 4. Киев: Наук. думка. 1981. С. 166-168.
  29. Чебанова В.В. Продукция массовых видов донных беспозвоночных в нерестовых ключах Камчатки // Тез. докл. II региональной научно-практической конференции специалистов Дальнего Востока. Владивосток. 1983. С. 82-83.
  30. Чебанова В.В., Орлов А.В., Сафонов Н.В. Предварительные данные по питанию и пищевому поведению диких и заводских покатников семги в р. Лувеньга // Всесоюз. конф. «Питание морских рыб и использование кормовой базы как элементы промыслового прогнозирования». Мурманск. 1988. С. 23-25.
  31. Чебанова В.В., Леман В.Н. Влияние антропогенного заиления грунтов на бентосные сообщества лососевых рек (Камчатка) // «Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб» Санкт-Петербург. 1994. С. 214-215.
  32. Leman V.N., Chebanova V.V. Ecology of juvenile Pacific salmon in the estuary of the Bolshaja River in the Western Kamchatka // The North Pacific Ana-

- dromous Fish Commission International Symposium: Recent Changes in Ocean Production of Pacific Salmon. November 1-2, 1999. Juneau, Alaska, USA. P. 37-38.
33. Леман В.Н., Куренков С.И., Упрямов В.Е., Чебанова В.В. Антропогенные преобразования озерной и речной систем в результате строительства гидроэлектростанции на оз. Толмачева // Тезисы докладов II областной научно-практической конференции. Петропавловск-Камчатский. 2000. С. 139-141.
34. Чебанова В.В. Влияние природных аномалий pH на бентосные сообщества лососевых рек, дренирующих Озерновское горнорудное месторождение // Тез. докл. VIII Съезда ГБО РАН. Т.1. Калининград. 2001. С. 315-316.
35. Леман В.Н., Лошкарева А.А., Чебанова В.В. Изменение биоразнообразия гидробионтов в условиях природных геохимических аномалий на примере медно-кобальт-никелевого месторождения (Камчатка) // Науч. труды Международного биотехнологического центра МГУ. Ред. А.П. Садчиков М.: «Спорт и культура». 2004. С. 49.

